

85e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. IX. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — N° 1.

[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes IX et X]



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en février 1909
Les *Annales dse Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VIII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies,	30 vol.	(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes. . .	. . . .	330 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1909

L'ÉVOLUTION DANS LA SYMBIOSE

LES ORCHIDÉES ET LEURS CHAMPIGNONS COMMENSAUX

Par M. Noël BERNARD

INTRODUCTION (1)

On sait depuis les recherches de Wahrlich [**57**] que les Orchidées hébergent des champignons dans les cellules de leurs racines. La généralité de cette règle a suffi pour qu'on reconnaisse là un cas de « symbiose » et ce mot implique souvent la croyance à une « association mutualistique » entre des commensaux capables de s'entr'aider. En fait, dans ce cas de symbiose, comme dans la plupart des autres, on sait seulement d'une façon positive que l'association des champignons et des plantes adultes est intime et *habituelle*. Il faut partir de là, et si l'on veut comprendre par quels moyens la symbiose subsiste ou découvrir les secrets de son apparente harmonie, le plus utile est de chercher ses origines et de retracer son histoire. Cette idée évolutionniste a dominé mes études ; elle me permettra d'établir des rapports suggestifs entre les faits examinés dans ce mémoire.

Les origines de la symbiose.

La première question qui se pose est de savoir comment la symbiose s'établit à chaque génération ; c'est un problème directement accessible à l'expérience.

(1) Les numéros entre [ ] renvoient à l'index bibliographique. Afin de rendre plus facile la lecture de ce mémoire, la plupart des détails relatifs aux techniques expérimentales ont été réunis dans les notes d'un Appendice placé à la fin. En dehors même du cas où l'indication expresse en est donnée, le lecteur pourra se reporter à ces notes quand il ne trouvera dans le texte même du mémoire que des indications générales sur les méthodes d'observation et d'expérience ou sur la nature précise des plantes étudiées.

Les champignons des Orchidées, extraits des cellules où ils vivent, peuvent se développer d'une façon autonome ; ce sont, comme on le verra dans le chapitre I, des *Rhizoctonia* appartenant à diverses espèces. Les graines d'Orchidées semées purement (1) sur des milieux nutritifs pauvres, comparables aux milieux de culture naturels, sont au contraire généralement incapables de se développer d'elles-mêmes, mais elles peuvent germer lorsqu'on inocule les semis avec des Rhizoctones convenables [6]. En principe donc : *la germination des Orchidées ne se fait pas sans le concours de champignons, la symbiose s'établit nécessairement dès le début de la vie, c'est pourquoi elle reste ensuite la règle.*

Au laboratoire, la culture des champignons est aisément réalisable, l'inertie des graines semées purement est facile à constater, mais leur germination par l'action des Rhizoctones ne s'obtient pas sans difficultés. Depuis cinq ans, j'ai semé les graines de diverses espèces d'Orchidées dans des tubes de culture qui contenaient chacun en moyenne une centaine de graines, et j'ai inoculé ensuite chaque série de semis avec des Rhizoctones extraits de racines. Dans les cas les plus favorables les graines germaient en nombre plus ou moins grand (fig. 1), mais les insuccès n'ont pas été rares. Tout compte fait, j'ai réussi à obtenir quelques centaines de plantules viables, mais je reste audessous de la réalité en estimant à cinquante mille le nombre total des graines sur lesquelles mes expériences ont porté. Pour une majorité de ces graines, l'association avec les champignons que je mettais en leur présence a été passagère et sans effet, ou impossible, ou rapidement nuisible aux embryons.

Les horticulteurs les plus expérimentés ont toujours considéré de même le semis d'Orchidées comme une opération de réussite incertaine. Ils ne voient souvent pas une graine germer sur mille, malgré que dans leurs serres les Rhizoctones pullulent. Dans la nature enfin les Orchidées restent rares, bien qu'elles prodiguent leurs semences, chaque plante pouvant produire par milliers ou par millions des graines impalpables.

(1) J'entends par « semis purs » des semis de graines faits dans des tubes de culture stérilisés, à l'abri de toute concurrence avec des microorganismes, par les méthodes indiquées dans la note II de l'Appendice.

En réalité, les rares Orchidées qui atteignent l'état adulte ont été sélectionnées par les champignons dans des conditions minutieusement précises. Pour les embryons même, à qui les hasards de la dissémination des graines ont permis de rencontrer des Rhizoctones, la mort prématurée est la règle et la vie en symbiose est une exception. L'harmonie des associations d'Orchidées et de Rhizoctones n'est pas à beaucoup près une loi universelle.

Il n'est pas moins admirable que des milliers d'espèces de plantes, sujettes aux atteintes de champignons depuis l'origine de leur famille, présentent encore des individus capables de résister à ces hôtes tout en vivant avec eux dans un état d'intimité extrême, et il reste à savoir comment cet état de symbiose a pu s'établir et a évolué chez les ancêtres des Orchidées actuelles. Cela ne peut qu'être un sujet de réflexions théoriques, mais ces réflexions sont utiles à faire et susceptibles de quelque précision.

La famille des Orchidées est l'une des plus riches en espèces de tout le règne végétal ; la conformation complexe des fleurs y offre beaucoup de variété et l'organographie florale comparée rend moins illusoire dans ce cas que dans d'autres la tentative de reconstituer un arbre généalogique. Les recherches si justement estimées auxquelles Pfitzer a consacré sa vie, peuvent donner aujourd'hui à ce genre de spéculations une précision et une sûreté rarement atteintes ailleurs. On a donc un moyen indépendant de toute considéra-

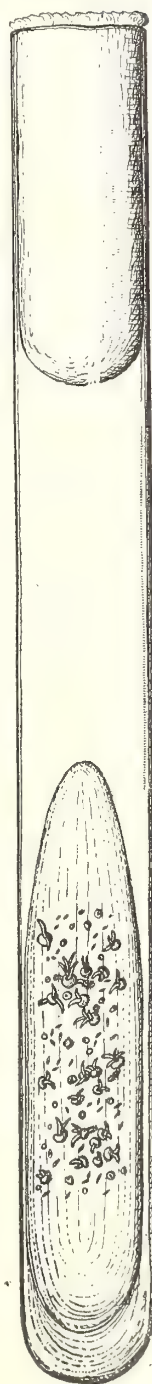


Fig. 1. — Semis de graines d'une Cattléyée germant par l'action d'un Rhizoctone capable de symbiose avec cette Orchidée ; les embryons se développent inégalement ; le champignon forme, sur le milieu gélosé, un lacis de fins filaments, invisibles sur la figure. D'après nature, légèrement réduit.

tion relative à la symbiose pour apprécier le degré d'évolution des espèces actuelles.

Partant de là, j'ai cherché comment l'état de symbiose se modifie quand on passe d'Orchidées simples et primitives à d'autres qui atteignent un plus haut degré de complexité. J'estime avoir ainsi apprécié les étapes successives de l'adaptation des Orchidées à leurs hôtes avec autant de certitude qu'on en puisse espérer en semblable matière. On trouvera dans le chapitre II une discussion précise des faits réunis à ce point de vue, mais je puis faire état ici des conclusions auxquelles cette discussion amène.

Au degré le plus inférieur, chez de rares Orchidées comme *Bletilla hyacintina*, la symbiose ne s'établit pas nécessairement dès le début de la vie, les plantules peuvent avoir un développement autonome plus ou moins prolongé. L'association une fois réalisée reste d'ailleurs intermittente : chaque année des racines se développent et s'infestent, pendant que poussent les tiges aériennes fugaces ; puis les racines meurent, comme les tiges mêmes, et la plante reste pendant plusieurs mois réduite à un rhizome indemne de champignons. Dans ce cas même, l'infestation des racines chez les plantes adultes est la règle et l'on peut parler de symbiose. Mais l'état d'un *Bletilla* est en réalité bien proche de celui d'une plante sujette à une maladie cryptogamique bénigne, capable de récidiver.

Chez la plupart des Orchidées, la symbiose reste intermittente à l'état adulte ; mais, comme je l'ai dit, il est de règle au moins qu'elle s'établisse dès la germination. On ne peut pas, dans les conditions ordinaires de culture, obtenir des plantules un tant soit peu développées sans le concours de champignons.

Sous sa forme la plus parfaite, dont l'étude du *Neottia Nidus-avis* fournit un des meilleurs exemples, la symbiose devient continue. Non seulement les graines ne germent pas sans le concours d'un champignon, mais encore ce champignon ne cesse pas de se propager dans la plante qu'il a dès l'abord envahie, jusqu'au moment où elle meurt.

Quand on arrive à ce cas ultime d'une plante incapable de vivre à aucun moment sans son hôte, la notion de l'individualité perd son sens habituel. L'association du Rhizoctone et de l'Orchi-

dée mérite plus que l'Orchidée même d'être considérée comme un individu. Un *Neottia Nidus-avis* n'est pas plus comparable à une plante autonome qu'un Lichen ne l'est à une algue.

Cependant, dans le cas même où la symbiose atteint ce haut degré de perfection, son maintien de génération en génération reste soumis plus que jamais à une grande incertitude. Les graines des Orchidées adaptées à la symbiose continue sont parmi celles dont la germination s'obtient le plus malaisément; sans doute elles ne germent dans la nature qu'au prix de circonstances infiniment particulières, dont j'aurai à rappeler un exemple remarquable dans le cours de ce mémoire en étudiant le *Neottia Nidus-avis*.

Sous sa forme primitive, la symbiose est manifestement à la frontière de la maladie; sous ses formes les plus parfaites, elle reste un état exceptionnellement réalisé, pour des graines privilégiées parmi la foule de celles qui ne surmontent pas les difficultés de la vie autonome, ou qui ne résistent pas à l'atteinte de champignons imparfaitement préparés à la vie commune.

Maladie et Symbiose.

La question de l'adaptation des microorganismes aux êtres supérieurs capables de les héberger touche au domaine classique des expériences pasteuriennes; mais ces expériences ont été faites dans des cas particuliers et, à plusieurs points de vue, l'étude de la symbiose paraît devoir offrir un terrain de recherches plus favorable.

En inoculant des bactéries charbonneuses atténuées successivement à divers animaux de moins en moins sensibles au charbon, Pasteur, Chamberland et Roux [**32**] ont rendu ces bactéries capables de vivre dans l'organisme d'animaux comme les moutons qui étaient d'abord réfractaires; mais, dès que l'adaptation était assez complète, les inoculations de bactéries entraînaient la mort des moutons. Quand on tente inversement d'habituer des moutons à vivre avec les bactéries, en inoculant à un même animal des cultures de plus en plus virulentes, on obtient en définitive des moutons vaccinés, capables de détruire rapidement les bactéries qu'on leur inocule. Dans

ces expériences, comme dans la plupart de celles qui servent à fonder l'édifice entier de la pathologie, on n'arrive à saisir que les deux conditions extrêmes de la maladie mortelle ou de l'immunité, mais non la condition intermédiaire où les deux organismes antagonistes arriveraient, en équilibrant leurs forces, à tolérer la vie en commun prolongée.

Cette condition intermédiaire s'est pourtant réalisée parfois dans la nature, et l'on ne peut guère douter qu'il y ait eu chez les Orchidées une évolution progressive, depuis la maladie intermittente jusqu'à la symbiose continue. Nous ne savons pas réaliser par une expérience courte le passage d'un de ces états à l'autre, mais il s'est fait, et il reste possible d'en reconnaître et d'en étudier les étapes. N'y a-t-il pas là une expérience naturelle plus suggestive que celle de nos laboratoires et ne peut-on pas espérer que l'étude de la symbiose, entre des organismes arrivés aux limites de la tolérance mutuelle, donnerait des ressources nouvelles pour comprendre les lois de l'immunité ou de la maladie?

Dans ce mémoire j'étudierai les conditions qui règlent l'équilibre dans la symbiose. On trouvera là mis en œuvre les mêmes moyens d'attaque ou de défense qui s'exercent dans le cas de maladies microbiennes.

On verra dans le chapitre III que l'aptitude des Rhizoctones à vivre avec les Orchidées est variable ; elle se perd peu à peu si ces champignons mènent la vie autonome et ils deviennent assez rapidement incapables de faire germer les graines ; elle s'accroît au contraire quand ils vivent avec leurs hôtes et ils prennent le pouvoir de déterminer chez ceux-ci des réactions de plus en plus manifestes. Cette aptitude physiologique à la symbiose, cette *activité* des champignons, comme je dirai, paraît de tous points comparable à la *virulence* des microorganismes pathogènes. Elle varie, comme la virulence, d'une façon graduelle et, dans des limites assez étendues, ces variations ne se traduisent par aucun caractère morphologique nouveau des champignons qui les présentent.

J'analyserai inversement, dans le chapitre V, les moyens par lesquels un embryon d'Orchidée peut éviter l'invasion des Rhizoctones, arrêter leur progression si l'infestation se réalise

ou limiter enfin la rapidité de leur marche dans le cas de la symbiose. La résistance des membranes épidermiques à la pénétration, la digestion par « phagocytose » des champignons qui envahissent les cellules, et aussi les réactions de la sève cellulaire, les propriétés *humorales* comme on dirait dans le cas de maladies animales, fournissent à la plante des moyens de défense dont l'intervention est certaine et dont je tenterai de montrer l'importance relative.

Cet examen détaillé des faits contribuera à démontrer la légitimité de la position que j'ai prise en abordant l'étude de la symbiose avec les points de vue de la pathologie générale.

Symbiose et Évolution.

Les faits généraux que je viens d'indiquer impliquent deux conséquences essentielles.

D'une part, les Orchidées, incapables de se développer sans champignons dans les conditions naturelles de semis, sont astreintes à la symbiose de génération en génération. Ce mode de vie étant d'ailleurs constant, aussi bien pour les Orchidées les plus primitives que pour les plus élevées en organisation, on doit nécessairement y voir un trait de mœurs très ancien, antérieur même, selon toute apparence, à l'époque reculée où sont apparus les premiers représentants de cette grande famille de plantes.

D'autre part, la perte du pouvoir de faire germer les graines chez les Rhizoctones soumis à la vie autonome tend à montrer qu'il existe dans la nature, pour chaque espèce de ces champignons, deux séries de races distinctes. L'une de ces séries comprend les Rhizoctones commensaux qui sont passés sans cesse d'une Orchidée à une autre, sans intervalles de vie autonome assez longs pour que l'activité nécessaire à l'établissement de chaque association nouvelle ait été perdue. L'autre série, qui a pu se constituer et qui doit s'enrichir aux dépens de la première, comprend les Rhizoctones saprophytes, ayant perdu toute activité, incapables de contracter la vie commune avec des graines.

Si nous envisageons donc soit les Orchidées, soit les races

actives des Rhizoctones qu'elles hébergent, il apparaît que ces deux catégories d'organismes ont dû subir la symbiose depuis une époque très reculée. C'est dans cette condition constante de vie qu'ont dû se différencier les espèces actuelles d'Orchidées ou de Rhizoctones commensaux. Il y a eu en un mot une *évolution dans la symbiose*, qu'on ne doit pas pouvoir étudier ou comprendre en faisant abstraction des conditions imposées par ce mode particulier d'existence.

La réalité d'une évolution continue des champignons dans la symbiose est mise plus directement en évidence par le fait que les commensaux des Orchidées les plus diverses appartiennent à des espèces voisines d'un même groupe naturel, ayant entre elles des ressemblances étroites au point de vue morphologique comme au point de vue physiologique. Ces espèces de Rhizoctones commensaux étant d'ailleurs peu nombreuses, on doit conclure que la symbiose a imposé à ces champignons une évolution de peu d'amplitude.

Le problème est plus complexe en ce qui concerne les Orchidées, puisque cette famille comprend plusieurs milliers d'espèces étonnamment variées. Je montrerai dans le chapitre II, en étudiant diverses séries phylétiques de ces plantes, que leur évolution a concordé avec cette adaptation de plus en plus parfaite à la symbiose dont j'ai précédemment indiqué les étapes. Cela rend hautement vraisemblable que les deux phénomènes ont été intimement liés et que l'action continue des champignons a eu un rôle essentiel pour la formation des espèces d'Orchidées.

On comprendrait mal d'ailleurs qu'un champignon indispensable au développement même d'une plante n'ait aucune influence sur le mode de ce développement. Alors que les végétaux atteints accidentellement par des parasites montrent communément des déformations caractéristiques, il est invraisemblable que des plantes infestées par des champignons à chaque génération dès l'état embryonnaire aient continué à évoluer comme si ces champignons n'avaient pas existé.

En fait, les Orchidées les plus hautement adaptées à la symbiose continue, comme les *Épipogon*, *Corallorhiza*, *Neottia* ou *Tæniophyllum*, présentent par rapport à la plupart des plantes un

aspect aussi étrange pour le moins que celui d'un chou atteint de « hernie » par rapport à un chou normal, ou que celui d'un « balai de sorcière » par rapport à une branche d'arbre indemne de parasites.

Les déformations caractéristiques de l'appareil végétatif chez ces Orchidées se retrouvent d'ailleurs chez des végétaux appartenant aux familles les plus diverses, partout où la symbiose a pu atteindre le même degré de perfection. La griffe coralloïde d'un *Psilotum*, qui héberge des champignons pendant tout son développement, rappelle le rhizome richement ramifié d'un *Corallorhiza* ; les prothalles ou les plantules des Lycopodes ou des Ophioglosses, communément infestés dès le début de leur vie, sont plus exactement comparables à des plantules d'Orchidées qu'à n'importe quels jeunes végétaux.

L'examen des étranges phénomènes de développement qui succèdent chez les Orchidées à l'infestation des embryons, la répétition de phénomènes du même ordre chez les plantes soumises de même à la nécessité de la symbiose m'ont fermement convaincu que l'association intime avec des champignons entraîne partout, suivant des lois constantes, certains types d'évolution.

Envisagé à ce point de vue, le problème de l'adaptation mutuelle d'un microorganisme et de ses hôtes est lié à celui de l'origine des espèces. Dans une étude de la symbiose les expériences de Pasteur doivent servir à éclairer les théories de Lamarck et de Darwin.

Les modes de développement des Orchidées.

Parmi les faits ayant un rapport avec la vie en symbiose, j'étudierai spécialement l'évolution des modes de germination chez les Orchidées. Les jeunes plantules ont dans cette famille un aspect caractéristique : elles se réduisent à un corps de forme générale conique, largement infesté par des champignons et ne produisant que tardivement des feuilles ou des racines. Treub [**51**] a créé le nom de *protocorme* pour désigner une forme juvénile toute semblable observée chez des Lycopodes et il est commode de se servir de ce mot.

En fait, chez les Orchidées à rhizome le protocorme est le début de cet organe et, chez les Orchidées à bulbes, le protocorme tubérisé mérite d'être considéré comme le premier des bulbes produit par la plante. Par cette précocité de l'apparition du rhizome ou d'un bulbe, les Orchidées montrent un degré d'évolution supérieur à celui de l'immense majorité des plantes vivaces dont les rhizomes, bulbes ou tubercules apparaissent tardivement, bien après que les plantules ont développé des racines, des tiges et des feuilles d'apparence normale.

En étudiant la germination du *Bletilla hyacinthina* dans diverses conditions, j'ai reconnu que la formation d'un protocorme est restée facultative chez cette Orchidée primitive. Il se forme un protocorme quand les graines germent avec le concours de Rhizoctones suffisamment actifs ; mais en l'absence de champignons les jeunes plantules dressées et grêles ne rappellent en rien un tubercule ou un rhizome; le premier bulbe, origine du rhizome tubérisé de la plante adulte, ne se forme alors que plus tard.

Cette manière d'être actuelle du *Bletilla hyacinthina* suggère avec force que les ancêtres directs des Orchidées étaient des plantes vivaces, à germination normale, et que la formation d'un protocorme est un caractère acquis par suite des progrès de la vie en symbiose. L'apparition du protocorme marque pour ainsi dire la plus récente étape de l'évolution accomplie par l'influence des Rhizoctones, mais assurément des étapes antérieures nous échappent, car même les *Bletilla* vivent déjà avec leurs champignons dans un état de symbiose bien caractérisé. Il y a lieu de chercher quelles ont pu être les transformations initiales des ancêtres des Orchidées, aussi éloignés soient-ils, quand ils ont pour la première fois hébergé des champignons.

Sachant que l'état de symbiose dans ses progrès ultimes a entraîné la formation de plus en plus précoce des rhizomes ou des bulbes, le plus naturel est de penser que l'établissement de la symbiose à son début a provoqué la première apparition de ces organes. En mettant cette hypothèse sous une forme claire, j'admettrais volontiers que des plantes annuelles atteintes, d'abord accidentellement, par des champignons ont cessé de

fleurir dans leur première année et que par compensation des bourgeons latéraux de leurs tiges ont donné naissance à des organes pérennants, bulbes ou branches de rhizomes. La formation de ces organes serait ensuite devenue de plus en plus précoce en même temps que l'association avec les champignons devenait à chaque génération plus prolongée et plus intime.

Pfitzer, quelques jours avant sa mort, a exposé ses vues sur l'origine probable des Orchidées [**37**] ; il cherche leurs ancêtres parmi des plantes semblables aux Liliacées ou Amaryllidées de notre temps. Celles-ci sont vivaces, elles germent sans former de protocorme et sans avoir besoin du concours de champignons ; mais elles sont communément infestées à l'état adulte (1) ; elles correspondent donc bien à l'état ancestral que mon hypothèse suppose. En remontant jusqu'aux Joncées, généralement considérées comme voisines de la souche de toutes les Liliiflores, on rencontrerait des plantes comme les Luzules, annuelles, dépourvues de champignons (2), donnant l'image précise d'un type primitif antérieur à l'établissement de la vie en symbiose.

Mais à tout prendre, les modes de végétation des Orchidées, et plus encore ceux des Liliacées ou Amaryllidées, ont des équivalents exacts dans bien d'autres groupes naturels de végétaux. Si l'on admet que la vie en symbiose a pu entraîner l'état vivace chez quelques Monocotylédones, faudra-t-il penser que des champignons sont en cause partout où l'on rencontre des bulbes, rhizomes ou tubercules ? L'hypothèse est considérable, mais elle vaut d'être examinée. Je chercherai d'abord ici à en faire une critique générale qui m'est inspirée par diverses objections particulières. Je discuterai ensuite divers problèmes que cette hypothèse me paraît pouvoir éclairer.

Diverses conditions équivalentes a la symbiose.

Le développement d'une Orchidée, avec tous les faits qu'il

(1) Schlicht [**46**], Janse [**18**], Stahl [**48**], Gallaud [**13**] ont signalé de nombreux exemples de Liliacées ou Amaryllidés hébergeant des champignons dans leurs racines ; à ma connaissance, on n'a pas encore rencontré dans ces familles des plantes sauvages qui vivent d'une façon autonome.

(2) Stahl [**48**] cite diverses espèces de Joncs et de Luzules parmi les plantes régulièrement dépourvues de champignons.

comporte — croissance ou multiplication des cellules, différenciation des tissus, etc., — apparaît à première vue comme une réaction de l'embryon entraînée par la pénétration des champignons qui l'infestent. Dans le dernier chapitre de ce mémoire, je montrerai que l'établissement d'un mode spécial de croissance « par épaississement » a dû être la réaction initiale des plantules chez les espèces les moins adaptées à la symbiose. Mais ce mode de croissance même s'observe communément au début de la formation de tubercules chez des plantes diverses et aussi dans bien d'autres cas ; il est, en somme, d'une nature banale au même titre que d'autres phénomènes du développement. L'infestation par des champignons apparaît comme une condition très particulière, mais les réactions qu'elle entraîne, envisagées en elles-mêmes, n'ont rien de spécial au cas des Orchidées.

Au reste, les phénomènes de développement provoqués par un champignon chez les Orchidées, sont ailleurs sous la dépendance de conditions bien différentes. Des réactions comparables à celles que montre un embryon d'Orchidée pénétré par un Rhizoctone peuvent être entraînées, pour un œuf vierge, par la pénétration d'un spermatozoïde, par l'action de solutions hypertoniques, de substances chimiques spécifiques, ou en général par la foule de ces actions variées qu'on sait aujourd'hui capables de suppléer à la fécondation. Le mode particulier de croissance par épaississement, si caractéristique des débuts de la germination chez beaucoup d'Orchidées, peut être lui-même, comme je le montrerai, sous la dépendance de facteurs multiples : une simple augmentation de concentration de la sève qui baigne les cellules, une modification de sa composition chimique, un abaissement de température peuvent parfois suffire à le déterminer.

Il m'importait tout spécialement de savoir si, dans le cas des Orchidées même, l'action des champignons est bien simplement équivalente à ces actions physico-chimiques variées qui sont efficaces dans d'autres cas soit pour provoquer le développement de germes pris à un état de vie ralentie ou d'inertie apparente, soit pour entraîner la croissance par épaississement. Je n'ai pas essayé de substituer aux champignons toutes les conditions imaginables, mais j'ai parfaitement réussi à faire germer des

Orchidées, semées purement, par la seule action de solutions de substances organiques plus concentrées que celles dont je me suis servi communément pour les cultures. Il n'est pas douteux que la germination des Orchidées pourrait être obtenue sans champignons dans des conditions physico-chimiques appropriées, sans doute assez diverses.

La germination par l'action de solutions concentrées est lente, mais très régulière : les protocormes ont leur aspect ordinaire, les plantules obtenues, quand elles sont assez développées, peuvent vivre en serre après transplantation. Dans les conditions de mes expériences, faites avec les techniques de culture pasteuriennes, il est devenu en somme plus sûr et plus facile de faire germer certaines Orchidées par l'action de solutions concentrées que d'avoir recours à l'action de Rhizoctones dont il est souvent difficile de se procurer des races suffisamment actives. Sans doute, bien que la recherche doive nécessiter de longs tâtonnements, il ne serait pas impossible de fixer une technique permettant d'obtenir en serre, dans des conditions pratiquement applicables, des plantules d'Orchidées affranchies de champignons et gardant d'ailleurs, au début du moins, leur apparence habituelle.

En résumé donc, les champignons ne font rien qui leur soit spécial ; on peut substituer à la symbiose diverses conditions aisément réalisables qui entraînent des résultats équivalents. Pour provoquer la formation d'un protocorme, d'un rhizome ou d'un tubercule, il peut théoriquement suffire que la température s'abaisse, ou encore que la teneur en substances dissoutes de la sève d'une plante augmente par suite d'une assimilation chlorophyllienne plus intense, d'un excès de transpiration ou d'un peu de sécheresse. N'y a-t-il pas autant de vraisemblance à attribuer l'origine des plantes vivaces à quelqu'une de ces circonstances apparemment banales qu'à la condition si particulière d'une symbiose avec des champignons ?

J'ai mis de mon mieux l'objection sous la forme générale qui me paraît la plus troublante. Pour lui donner toute sa valeur il faut ajouter qu'on connaît des plantes vivaces capables de garder leurs caractères quand elles vivent sans champignons, non seulement au laboratoire, dans des conditions expérimen-

tales convenables, mais même dans la nature, à l'état sauvage ou cultivé. Mais on connaît de même, dirai-je volontiers, de multiples moyens pour faire développer des œufs vierges au laboratoire et aussi des cas de plus en plus nombreux de parthénogenèse naturelle. Toutes les découvertes modernes faites à ce sujet ont-elles enlevé sa valeur à la théorie qui voit dans la fécondation la condition essentielle du développement des œufs?

Assurément l'étude critique dont je viens de résumer les tendances mène à des points de vue intéressants. La notion que les plantes les mieux adaptées à la symbiose puissent s'en affranchir pour mener dans des conditions nouvelles l'existence autonome, est d'une grande importance pour comprendre le rôle de la symbiose dans l'évolution des végétaux en général. Mais la connaissance de conditions équivalentes à la symbiose et capables de s'y substituer n'a qu'une portée restreinte pour décider si la symbiose a eu dans la nature une importance considérable ou minime comme facteur d'évolution.

Dans le cas des Orchidées au moins, malgré la possibilité de germination autonome, malgré l'existence rarement constatée de plantes adultes n'hébergeant pas de champignons, il reste évident que la symbiose a été une condition normale d'existence et une condition prépondérante de l'évolution. Pour fixer la valeur d'une théorie de l'évolution des végétaux par la symbiose, l'essentiel est de chercher si chez les plantes supérieures en général, comme chez les Orchidées, la vie avec des champignons a été dans la nature une règle commune, ou si elle n'est restée qu'une rare exception.

Importance de la symbiose dans l'évolution des végétaux.

Dans l'exposé général et forcément sommaire que j'entreprends, il faudrait sans doute partir du cas des Lichens. On sait que ces organismes complexes peuvent renfermer des algues assez diverses, depuis les Protococcacées les plus simples jusqu'aux Chroolépidacées. On sait aussi que ces algues peuvent abandonner l'association lichénique pour mener la vie autonome. La réflexion sur ces faits pose la question de savoir si

certaines espèces d'algues vertes, même parmi celles qui vivent isolément, n'ont pas pris naissance dans la symbiose. Mais pour que cette question vaille d'être posée, il faudrait d'abord savoir s'il y a pour les algues une évolution continue dans la symbiose, comme il y en a une pour les Orchidées, ou si les Lichens sont en général constitués, à chaque génération, suivant le hasard des rencontres entre les champignons convenables et des algues quelconques ayant pu indifféremment vivre jusque-là isolément ou en symbiose. Après ce que j'ai dit de la permanence des associations entre Orchidées et Rhizoctones, on me permettra de penser que ce problème pourrait mériter de nouvelles recherches expérimentales.

Le cas des Hépatiques à thalle doit aussi être signalé ; on sait que le gamétophyte chez beaucoup de ces plantes héberge des champignons. La chose est depuis longtemps connue pour le *Fegatella conica* ; d'après Cavers [**9**] les spores de cette espèce germent en plus grand nombre et mieux avec des champignons que sur un sol stérilisé. Il serait très intéressant de savoir s'il y a quelque rapport entre la symbiose et la production des « tubercules » connus non seulement chez le *Fegatella conica*, mais encore chez des *Fossombria*, *Anthoceros* et autres (1). L'attention n'a pas été attirée sur cette question, mais elle mériterait de l'être ; une étude monographique des Hépatiques entreprise à ce point de vue pourrait utilement servir à contrôler la valeur des idées que je soutiens. Pour s'en tenir aux faits acquis, je remarquerai que si les gamétophytes des Muscinées ont pu évoluer dans la symbiose et acquérir l'état vivace, les sporophytes de ces plantes sont au contraire toujours annuels et normalement soustraits à l'atteinte de champignons (2).

Les faits qui concernent les plantes vasculaires sont mieux connus et par suite plus utiles à commenter. Parmi celles de ces plantes qui vivent actuellement, on s'accorde à considérer comme les plus primitives soit les Lycopodiacées et Psilotacées d'une part, soit les Ophioglossées de l'autre ; ces Cryptogames

(1) La question des Hépatiques à tubercules est traitée par Gœbel [**15**].
(2) A l'exception près du sporophyte de *Buxbaumia aphylla* dont Peklo [33] a signalé l'infestation par des champignons.

vasculaires inférieures hébergent régulièrement des champignons et, chez toutes, la symbiose atteint un haut degré de perfection.

J'ai été, je crois, le premier à suggérer que les spores des Lycopodiacées ou des Ophioglossées ne pouvaient pas germer sans le concours de champignons [3]. On manque encore sur ce point d'expériences décisives, mais depuis l'examen que j'ai fait du sujet en m'appuyant sur les travaux de Treub et de Bruchmann, les observations de Lang [20], Thomas [49] et Campbell [8] ont apporté de nouveaux appuis à ma façon de voir. On ne dépasse pas la portée des faits acquis en donnant comme règle générale que les prothalles des Cryptogames vasculaires inférieures hébergent des champignons dès le début de leur développement, exactement comme les plantules d'Orchidées. Dès à présent, on est en droit d'assurer que les exceptions à cette règle ne sont pas plus fréquentes et pas plus importantes dans un cas que dans l'autre (1).

Les prothalles des Lycopodiacées et Ophioglossées sont tubérisés et souvent vivaces, ils prennent à l'état adulte des formes diverses parfois fort étranges, mais à l'état jeune ils ont la forme « en toupie » des plantules d'Orchidées ; la localisation et le degré d'extension des champignons sont exactement comparables dans les deux cas.

D'après cela, il est fort raisonnable de penser que la symbiose a eu un rôle dans l'évolution du gamétophyte des plantes vasculaires inférieures. Les prothalles éphémères et autonomes des Sélaginelles, des *Isoetes*, des *Equisetum*, des Fougères sont des formes très particulières et secondairement acquises. Selon toute vraisemblance, le gamétophyte des plantes vasculaires dérive par une adaptation parfaite à la symbiose du thalle vivace et infesté de quelque forme disparue d'Hépatique ou d'Anthocérotale à tubercules.

L'évolution primitive du sporophyte des plantes vasculaires peut aussi être considérée comme ayant un rapport avec la symbiose ; les idées que je soutiens permettent sur ce point de

(1) Je ne donne pas ici la bibliographie des travaux relativement anciens sur ce sujet ; on en trouverait l'indication et le résumé dans le *Pflanzen familien* d'Engler et Prantl.

préciser la « théorie du protocorme » proposée par Treub [51] en lui donnant, je crois, une forme plus satisfaisante.

Cette théorie a été suggérée par l'étude du développement des plantules chez le *Lycopodium cernuum*, mais il serait mieux aujourd'hui de la déduire des faits concordants observés par Thomas [49] chez le *Phylloglossum Drummondii* qui peut à bien des titres être considéré comme la plus simple des Lycopodiacées et de toutes les plantes vasculaires. Chez le *Lycopodium cernuum*, non seulement les spores donnent naissance à un prothalle infesté dès son origine, mais encore la jeune plantule issue de l'œuf forme précocement, vers son sommet, un petit tubercule infesté, appliqué sur le sol, le *protocorme* de Treub, qui porte les premières feuilles et produit tardivement la première racine exogène. N'y a t-il pas lieu de considérer l'existence de ce protocorme comme un caractère primitif du sporophyte des plantes vasculaires; ces plantes n'auraient-elles pas été des plantes à tubercules, avant même d'être des plantes à racines? C'est le sens de la question posée par Treub.

L'existence d'un protocorme chez les Orchidées comme chez les Lycopodes a pu fournir un argument apparemment défavorable à cette théorie. Les Orchidées sont en effet parmi les plus évoluées des plantes vasculaires et nullement parmi les plus primitives. Il faut donc croire qu'un protocorme a pu apparaître chez des plantes diverses, par suite de certaines conditions de vie ; ce protocorme ne caractériserait pas plutôt des plantes anciennes que des plantes modernes et il ne conviendrait pas de lui attribuer une signification phylétique particulière. C'est, si je comprends bien, ce que pense Gœbel [15].

Je reproduis ce raisonnement, que je crois familier à plus d'un naturaliste, mais il ne me convainc pas. Je démontrerai clairement dans ce mémoire que l'apparition et l'évolution du protocorme chez les Orchidées sont des événements dus aux progrès de la symbiose ; après cela, il ne pourra guère être douteux qu'il en est de même chez les Lycopodiacées, où la vie en symbiose atteint aussi un remarquable degré de perfection. C'est donc bien par suite d'une convergence, due à la condition commune de la symbiose, qu'un protocorme est apparu dans les deux cas; cela me semble incontestable ; je complète volontiers,

pour ma part, la théorie de Treub par cette affirmation.

Mais le fait que l'adaptation à la symbiose ait pu se répéter à diverses reprises, avec des résultats comparables, au cours de l'évolution des plantes, doit-il empêcher de croire que cette adaptation ait eu de l'importance et que les résultats régulièrement acquis grâce à elle soient à considérer? Il y a en vérité presque autant de chemin à franchir pour passer d'une Luzule à quelqu'une des Orchidées les plus différenciées que pour passer d'un sporogone monopodial et annuel de Muscinée à un sporophyte à protocorme comme le *Phylloglossum Drummondii*. On ne voit pas pourquoi des raisons du même ordre ne pourraient pas expliquer aussi bien l'une que l'autre de ces évolutions, dont la comparaison est largement possible.

A mon sens donc, l'idée que le sporophyte annuel des Muscinées s'est affranchi tout d'abord en se couchant sur le sol et s'y fixant par un « protocorme », en devenant une plante vivace à tubercules, n'est pas une idée insoutenable. Mais si l'on veut l'adopter, elle implique comme une conséquence nécessaire que *l'apparition des plantes vasculaires a été la conséquence d'une haute adaptation de certaines Muscinées à la vie en symbiose avec des champignons* (1).

Si l'on veut maintenant comprendre l'évolution du sporophyte chez les plantes vasculaires en général, il faut partir de ce fait que chez les plus simples représentants de tout ce groupe (*Phylloglossum*, Lycopodes, *Psilotum*, Ophioglosses) on rencontre uniquement des modes de végétation ayant des équivalents exacts chez les Orchidées. L'état vivace si parfaitement caractérisé que j'étudierai chez les Orchidées donne une image de l'état initial du sporophyte chez les plantes vasculaires. Je ne chercherai pas longuement ici comment l'état arborescent a pu dériver de cet état vivace de plantes herbacées de petite taille — bien que la manière dont s'établit chez les Orchidées le mode de végétation des *Vanda* puisse donner à ce sujet

(1) L'ancienneté de la symbiose chez les plantes vasculaires est surtout suggérée par le fait que les plus inférieures des plantes actuelles de ce groupe sont soumises à ce mode de vie. Il convient cependant de rappeler que Weiss [58] a observé dans les racines de certaines plantes carbonifères des champignons apparemment semblables à ceux des *Psilotum* ou des Orchidées.

une indication — mais il m'importe de faire quelques remarques sur l'origine des plantes annuelles.

L'état annuel du sporophyte est exceptionnel chez les Cryptogames vasculaires ; on le trouve chez quelques Fougères comme les *Anogramme*, où il est manifestement secondaire. Chez les Gymnospermes il est tout à fait inconnu. Chez les Angiospermes enfin, l'état annuel est réalisé par des plantes appartenant à des familles fort diverses, mais qui ne sont pas généralement parmi les familles à caractères floraux primitifs ; ici encore, il faut considérer l'état annuel comme tardivement acquis et chercher l'origine des Angiospermes parmi des plantes vivaces herbacées ou arborescentes, la première alternative me paraissant plus probable.

Quand on consulte les statistiques données par Schlicht [**46**], Janse [**18**], Stahl [**48**], Gallaud [**13**] ou d'autres sur les cas de symbiose chez les végétaux supérieurs, les meilleures règles générales qu'on arrive à dégager sont les suivantes : la presque totalité des plantes herbacées vivaces et le plus grand nombre des plantes arborescentes hébergent des champignons ; les plantes annuelles au contraire sont régulièrement indemnes. Ce sont là, je m'empresse de le dire, des règles approximatives sujettes à des exceptions. Mais si l'on fait abstraction déjà du cas des plantes transplantées dans des jardins botaniques ou des plantes cultivées, ces exceptions sont relativement peu nombreuses. Comme je l'ai dit, on rencontre de ces cas exceptionnels même chez les Orchidées et l'affranchissement de quelques-unes de ces plantes ne doit pas empêcher de croire au rôle de la symbiose dans leur évolution naturelle. Sans doute donc, dans l'état où sont nos connaissances, il ne faut pas mépriser les règles approximatives de répartition des endophytes qui peuvent seules servir provisoirement à diriger les recherches.

En m'appuyant sur ces règles et sur ce que j'ai dit de l'évolution des modes de végétation des plantes vasculaires, je proposerai en définitive la conception d'ensemble suivante :

Le sporophyte des plantes vasculaires dérive d'un sporogone monopodial et annuel, qui s'est affranchi en prenant l'état vivace par suite d'une haute adaptation à la symbiose avec des champignons. L'état vivace ainsi acquis a persisté longtemps,

sous des modalités diverses, comme d'ailleurs en général la symbiose elle-même. Cependant quelques plantes ont pu s'affranchir des champignons et c'est parmi elles qu'il faut chercher l'origine des plantes annuelles indemnes. Il a pu arriver secondairement que de semblables plantes annuelles, de nouveau attaquées par des champignons, aient répété l'évolution primitive et donné les types les plus parfaits et les plus évolués de plantes vivaces ; c'est de ce cas que les Orchidées seraient un exemple.

Je n'accorde naturellement qu'une valeur suggestive à des idées aussi largement théoriques. Mon but n'est pas d'en faire admettre la vérité littérale, mais simplement de montrer que la question de la symbiose peut avoir des rapports multiples et étroits avec celle de l'évolution des plantes.

Évolution et adaptation.

J'ai parlé ici de l'évolution par adaptation à la symbiose sans paraître mettre en doute que l'adaptation à une condition particulière de vie puisse entraîner la transformation des espèces. En posant ainsi le problème dans un esprit lamarckien, je n'ignore pas les difficultés générales qu'on rencontre si l'on veut expliquer l'évolution des plantes par une adaptation à leurs modes de vie. Dans le cas actuel au moins, ces difficultés ne paraissent pas insurmontables ; je voudrais expliquer pourquoi, en me limitant cependant à ce que je puis faire de remarques claires et sans prétention de discuter complètement une question aussi propice à d'amples controverses.

On ne conteste pas que l'action de facteurs extérieurs à une plante puisse la modifier ; on s'accorde aussi à penser que l'action continue de conditions particulières, renforcée au besoin par la sélection des individus les plus sensibles à cette action, peut permettre d'obtenir des races de plantes visiblement différentes de leur souche primitive. Il faut concéder, par exemple, que les races de betteraves sucrières ont été produites grâce à des soins spéciaux de culture et aux continuels efforts des sélectionneurs. Mais, ceci une fois admis, il reste possible et logique de nier que les progrès accomplis grâce à

la réalisation de conditions exceptionnelles et grâce à la sélection aient quelque chose de commun avec ceux qui marquent dans la nature le passage d'une espèce à une autre plus évoluée.

Les espèces naturelles paraissent en effet stables, de génération en génération, en l'absence de soins spéciaux ; même si on les abrite en quelque mesure de la lutte pour la vie et de la sélection naturelle, par exemple en réalisant la culture isolément dans un enclos, les caractères spécifiques restent invariables. Au contraire, les races dont l'amélioration est due à des conditions artificielles de vie et à la sélection humaine ne doivent généralement leur stabilité et leur uniformité apparentes qu'au maintien des pratiques grâce auxquelles elles ont été obtenues. Les races de betteraves sucrières de nos grandes cultures sont une élite isolée parmi toutes les betteraves possibles qu'auraient pu donner leurs ancêtres. Cette élite (1) est maintenue grâce à une sélection constante, grâce au soin qu'on a de réaliser pour elle à chaque génération les conditions les meilleures, mais les caractères qui la distinguent n'ont pas acquis malgré cela de véritable fixité. Si l'on supprimait les soins de sélection et de culture, on ne tarderait pas à voir cette élite dégénérer ; ou, plus exactement, les rares individus dans sa descendance qui mériteraient encore d'y être rangés seraient noyés dans une foule d'individus quelconques, dont les caractères moyens, seuls stables sans soins spéciaux, pourraient seuls aussi servir à définir l'espèce.

En un mot, — et je crois reproduire ici fidèlement le sens d'une des objections essentielles qu'on oppose fréquemment aux théories lamarckiennes, — les races d'élite obtenues par les soins que des expériences humaines peuvent réaliser, les races adaptées si l'on veut à des conditions expérimentales, ne seraient en rien comparables aux espèces dont elles n'ont pas la véritable stabilité. Le problème de l'origine de ces races serait entièrement distinct du problème de l'origine des espèces naturelles.

(1) J'emprunte le mot *élite* appliqué dans ce sens à Hugo de Vries [**56**], qui propose avec juste raison de distinguer de la sélection, dans son sens le plus large, *l'élection* qui aboutit à l'isolement des races instables.

Je suis porté à admettre l'exactitude des raisonnements et des faits que je viens de réunir, mais à contester la valeur absolue de la conclusion qu'on en tire. J'entends bien qu'il y a une certaine distinction théorique à faire entre les caractères ayant le plus haut degré de stabilité et les caractères largement variables que les conditions de vie ou la sélection peuvent maintenir. On pourra dire des premiers qu'ils tiennent surtout à la nature des individus de l'espèce, à la nature de leurs germes, ou plus précisément encore à la nature de leurs chromosomes; on leur opposera les seconds qui dépendent dans une mesure plus large de conditions particulières auxquelles des individus de l'espèce peuvent être momentanément adaptés. Mais peut-on être parfaitement assuré qu'on ne fera jamais de confusion entre les uns et les autres ? Peut-on affirmer que des caractères constants dans les conditions naturelles de la vie, apparemment capables de servir à la définition des espèces, ne sont pas en réalité des caractères adaptatifs persistant grâce au maintien de conditions de vie constantes bien qu'encore inconnues ou trop mal définies, comme persistent les caractères propres des betteraves sucrières grâce aux soins constants et bien connus du cultivateur? Je voudrais montrer, pour le cas des Orchidées, combien la confusion sur ce point est possible et suggérer que les espèces généralement reconnues de ces plantes n'ont peut-être pas, malgré les apparences, une stabilité d'un autre ordre que celle des races d'élite dont j'ai parlé tout à l'heure.

Si l'on sème les graines d'un *Cattleya*, on constate qu'elles donnent dès la germination un protocorme tubérisé, ayant la forme d'un disque épais adhérent au support par sa face inférieure et portant le bouquet des premières feuilles au centre de la face opposée. C'est là pour une jeune plante une forme des plus particulières; elle s'observe ici avec une constance absolue, comme le montre l'examen de semis faits dans les serres où l'on fait germer des *Cattleya* par milliers. Selon toute apparence, il y aurait donc là un caractère du plus haut degré de stabilité, capable d'être utilisé en systématique. Je pense cependant que c'est là un des caractères les plus nets qui traduise l'adaptation à la symbiose et je considère son apparition comme due à l'action des champignons.

Les graines d'Orchidées, comme je l'ai montré, sont sélectionnées par les champignons qu'elles rencontrent et la symbiose est une condition naturelle nécessairement imposée à toutes celles de ces graines qui parviennent à germer. Il n'est nullement exagéré de comparer l'importance qu'ont les champignons pour les Orchidées à l'importance qu'ont les agriculteurs pour le maintien des races d'élite qu'ils cultivent. Pour savoir quels sont chez une espèce d'Orchidée les caractères indépendants de la symbiose, il faudrait éviter l'intervention des champignons, comme on peut supprimer l'action de l'agriculteur quand on se propose de découvrir chez des races améliorées les caractères indépendants de la culture.

Pour les Orchidées, l'expérience n'est en général pas immédiatement réalisable. Si l'on supprime le Rhizoctone qui fait germer un *Cattleya*, *sans modifier d'ailleurs aucune autre des conditions du semis*, la germination ne se fait plus. On peut bien en vérité réaliser, comme j'ai dit, des conditions particulières et nouvelles, équivalentes à la symbiose, dans lesquelles la germination se produira, sans que d'ailleurs le protocorme discoïde cesse de se former; mais l'expérience ainsi faite n'a plus de valeur démonstrative, car la substitution d'une condition à une autre n'équivaut pas à sa suppression.

Parmi les Orchidées que j'ai étudiées, le *Bletilla hyacinthina* seulement s'est prêté à une expérience directe. Pour cette espèce primitive, la culture comparative, sur des milieux dilués, avec ou sans champignons, est possible et l'expérience montre clairement que la formation d'un protocorme est sous la dépendance de l'action des Rhizoctones commensaux. Pour les Orchidées comme les *Cattleya* dont l'asservissement à la symbiose est plus strict, on pourrait tenter, une fois la germination autonome réalisée par l'action d'une solution concentrée, de poursuivre la culture de génération en génération sur des milieux de plus en plus dilués et toujours sans champignons. L'expérience n'est pas faite et sans doute elle serait longue; mais on peut au moins penser, d'après les faits acquis pour le cas du *Bletilla*, qu'elle aboutirait à donner des *Cattleya* germant sans former de protocorme.

Quelques-uns au moins des caractères apparemment fixes

des Orchidées, peuvent donc dépendre plutôt de la symbiose, condition constante de vie, que de la constitution héréditaire des chromosomes apportés par les germes. Une dégénérescence plus ou moins complète de ces caractères serait sans doute possible si le mode de vie des Orchidées changeait. En tout cas, cette dégénérescence est prévenue depuis des temps lointains par la permanence de la symbiose ; cette condition, pour avoir été ignorée de ceux qui ont distingué la famille ou qui l'ont divisée en genres et en espèces, ne reste pas moins essentielle.

Le problème de l'adaptation à la symbiose peut encore se prêter à l'expérience par une voie différente de celle que je viens de suggérer. Je montrerai dans les chapitres III et IV de ce mémoire que des Orchidées adaptées à vivre avec un champignon d'un certain degré d'activité peuvent tolérer la symbiose avec des champignons d'activité plus grande. Elles réagissent alors en se développant avec plus d'exubérance et en présentant parfois des modes de germination anormaux. Quelques-uns des semis obtenus ainsi dans ces conditions exceptionnelles ont présenté le polymorphisme que Hugo de Vries a noté dans les semis de plantes en voie de mutation [**55**]. L'extrême lenteur du développement des Orchidées, qui ne fleurissent jamais avant plusieurs années de vie, rendrait par malheur particulièrement laborieux d'apprécier le degré de fixité de ces caractères brusquement acquis.

Quel que soit le degré d'imperfection auquel des difficultés matérielles ont limité mes expériences, il m'a paru qu'une interprétation lamarckienne des faits pouvait au mieux leur donner une cohésion suggestive. C'est là en définitive une raison valable pour adopter une doctrine, tant que la réflexion la plus attentive n'a pas fourni contre elle d'argument décisif.

CHAPITRE I

LES CHAMPIGNONS ENDOPHYTES DES ORCHIDÉES (1).

§ 1. — Modes de végétation.

Les champignons qui vivent en symbiose avec les Orchidées ont un mode de végétation caractéristique pendant leur vie dans les tissus des racines ou des plantules : ils envahissent les cellules de proche en proche en formant dans chacune, avant de gagner la voisine, un peloton de filaments contournés, ramifiés et enchevêtrés d'une façon fort complexe. Dans les cellules envahies depuis longtemps les filaments pelotonnés demeurent parfois reconnaissables; plus fréquemment le peloton entier est digéré par la cellule hôte et se réduit à une masse de dégénérescence amorphe. Jamais le champignon ne forme de spores ni d'organes reproducteurs d'aucune sorte dans les tissus de plantes en bon état.

Les jeunes pelotons extraits de cellules où ils viennent de se former peuvent se développer en donnant du mycélium libre quand on les sème sur un milieu nutritif approprié (fig. 2). On peut en particulier obtenir, en toute sûreté, des cultures pures de ce mycélium, par semis d'un seul peloton pris comme germe initial. La méthode à employer pour cela est décrite dans la note III de l'Appendice joint à ce mémoire. Par cette méthode ou par d'autres, j'ai obtenu des cultures pures de champignons hébergés par diverses Orchidées. Tous ces champignons, bien qu'ils soient de plusieurs espèces, ont en commun, pendant leur vie libre dans les cultures, un même mode général d'évo-

(1) Je crois inutile de reprendre ici une discussion des opinions émises sur la nature des champignons endophytes des Orchidées; je l'ai fait ailleurs [**6**]. L'identité des champignons que j'ai cultivés avec le mycélium intracellulaire des racines ne peut plus faire de doute. Je dois cependant signaler que la *Centralstelle für Pilzculturen* d'Utrecht met en vente et annonce dans le *Botanisches Centralblatt*, sous la désignation *Wurzelpilz (Symbiont) von* Cattleya *Beijerinck*, un mycélium qui n'a rien de commun avec ceux que j'ai obtenus et étudiés. Je me suis procuré ce champignon par achat; semé avec des graines de Cattléyées, il ne les a pas fait germer et n'a contracté avec les embryons aucune symbiose.

lution dont je m'attache d'abord à dégager les caractères essentiels.

Les filaments nés d'un peloton qui germe s'accroissent autour de lui, se ramifient et forment bientôt un voile de filaments rayonnants qui s'étend peu à peu sur tout le milieu de culture. La croissance de chaque filament est alors localisée dans son article terminal qui se cloisonne périodiquement et isole en arrière de lui des articles successifs. Des rameaux naissent isolément sur les filaments de premier ordre, chacun apparaissant un peu en arrière de la cloison la plus récemment formée de l'article qui le porte. La

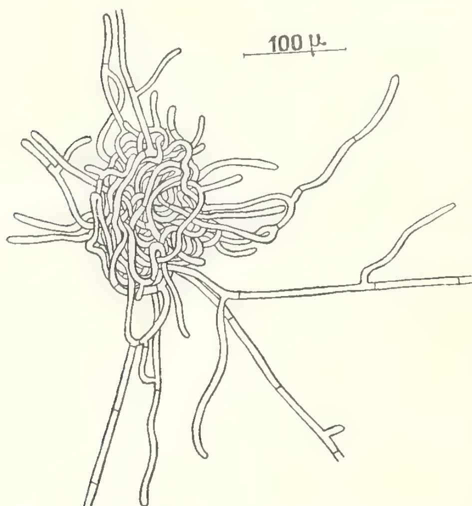


Fig. 2. — Germination en chambre humide d'un peloton de mycélium intracellulaire extrait d'une racine de *Phalænopsis*.

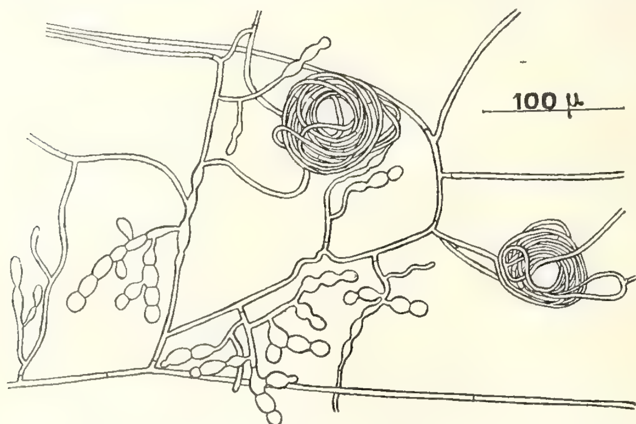


Fig. 3. — Portion d'un voile de *Rhizoctonia repens* (série C), développé en culture pure sur la paroi du tube de culture.

texture du voile se complique de bonne heure par suite d'anastomoses entre les filaments de divers ordres, mais tous ces filaments restent d'abord semblables, de calibre constant, sensi-

blement rectilignes ou ne présentant du moins que des courbures de grand rayon.

Au moment où le voile cesse de s'étendre, on voit souvent apparaître çà et là, à quelque distance de son pourtour, des pelotons de mycélium assez semblables à ceux qui se forment dans les cellules des racines. Ces pelotons se produisent par enroulement de l'extrémité de jeunes filaments en voie de croissance (fig. 4, A) ; ils peuvent quelquefois devenir assez serrés (fig. 3) ; ils donnent souvent naissance de bonne heure à des filaments mycéliens qui rayonnent autour d'eux en gardant un mode de croissance normal.

Dans les cultures ces pelotons sont assez rares ; j'ai été longtemps sans les remarquer ; mais, depuis que mon attention a été attirée sur ce point, j'ai souvent regardé au microscope les voiles formés sur le verre de tubes de culture et j'y ai toujours observé quelques pelotons. Il ne s'agit pas là d'un fait accidentel, mais d'une circonstance parfaitement régulière.

Autrefois j'ai cru que le pelotonnement était un mode de végétation caractéristique de la vie dans les cellules et directement entraîné par elle. Il n'en est rien puisque des pelotons peuvent se former sur des milieux de culture où ils n'ont à subir aucune des contraintes que la vie intracellulaire peut leur imposer. La propriété de former des pelotons est-elle du moins un caractère acquis par suite de la vie intracellulaire et devenu secondairement capable de persister dans la vie libre? Je ne le crois pas, car, d'après ce que j'ai vu, un assez bon nombre de Mucédinées, des *Fusarium* et d'autres, qui ne sont pas connues pour mener la vie intracellulaire, sont capables tout autant que les endophytes d'Orchidées de produire, dans les cultures pures, des pelotons mycéliens plus ou moins développés.

En somme, cette propriété du pelotonnement est assez banale ; les champignons qui m'occupent ici ne sont pas les seuls à la présenter ; ils la possédaient peut-être avant de vivre avec les Orchidées ; elle a dû, en tout cas, être très favorable pour l'adaptation à la symbiose dont le maintien paraît lié à l'existence de ce singulier mode de végétation des champignons endophytes, comme je le dirai à la fin du chapitre V.

Sur les voiles âgés, il naît des filaments moniliformes à

articles courts et renflés, riches en glycogène à l'état jeune, comme le montre la couleur acajou qu'ils prennent dans les solutions iodées. Ces filaments naissent et se développent dans tous les cas de la même manière ; ils se ramifient toujours assez abondamment. Comme on le verra plus loin, ils restent libres chez une des espèces d'endophytes (fig. 3), tandis que chez les autres espèces ils s'anastomosent entre eux et forment ainsi des sclérotes (fig. 4, A et fig. 5).

La formation des filaments moniliformes marque la dernière phase de l'évolution des endophytes d'Orchidées dans les cultures ; malgré divers essais, je n'ai jamais réussi à obtenir les formes fructifères parfaites de ces champignons. Comme caractère général, je puis encore signaler la propriété qu'ils ont de digérer la cellulose. A de nombreuses reprises, j'ai fait des cultures soit de champignons seuls, soit de champignons et de graines sur des plaques de coton hydrophile imbibées de décoctions de salep. Ces plaques de coton deviennent assez rapidement fragiles et se dissocient aisément ; au bout de plusieurs mois, elles peuvent même tout à fait disparaître.

§ 2. — Comparaison avec le *Rhizoctonia violacea* (Tul.).

Les clefs dichotomiqnes ou les diagnoses des flores de champignons tiennent peu compte de caractères ayant trait au mode de végétation du mycélium, tels que ceux dont je viens de me servir pour définir en général les endophytes d'Orchidées. Aussi serais-je resté incertain de la place systématique à donner à ces champignons, si je n'avais eu antérieurement l'occasion d'étudier par moi-même un champignon bien connu qui présente avec eux une indiscutable ressemblance.

Il s'agit du *Rhizoctonia Solani* de Kühn, très commun sur les tubercules de Pommes de terre où il forme de petits sclérotes noirâtres, irréguliers, qu'on distingue facilement des parcelles de terre desséchées par leur résistance aux lavages. Le *Sylloge fungorum* de Saccardo donne ce champignon comme identique au *Rhizoctonia violacea* de Tulasne observé sur les racines de Luzernes, de Safrans et d'autres végétaux. Cette identité est affirmée par divers observateurs [**16**] ; je l'admettrai ici sans

m'en porter garant, bien qu'elle me paraisse fort vraisemblable. Pour éviter toute incertitude, je dois dire seulement que mes observations ont porté sur des cultures de *Rhizoctonia violacea* provenant de sclérotes pris sur des pommes de terre.

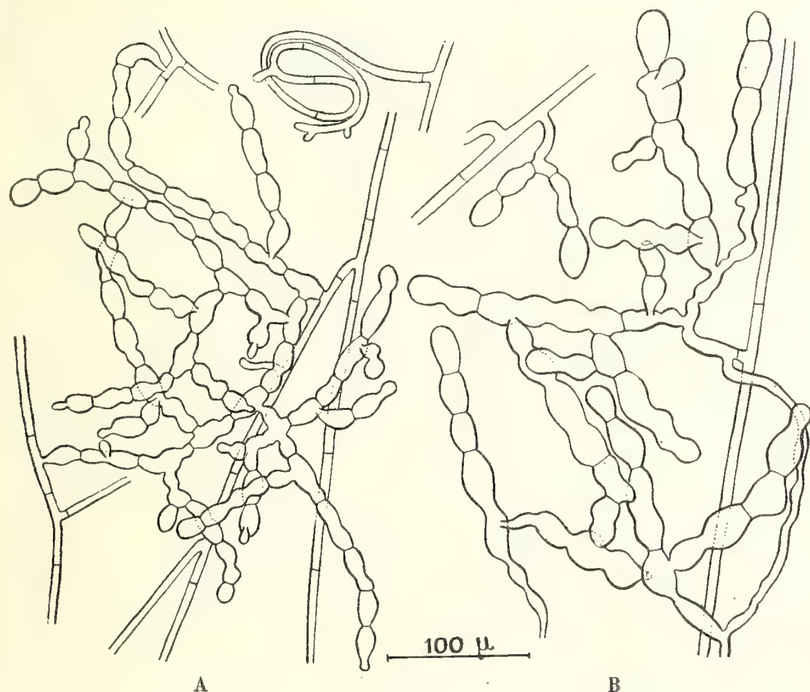


Fig. 4. — A, portion d'un voile de *Rhizoctonia mucoroïdes* (série P), à un endroit où un sclérote commence à se former; en haut, début de formation d'un peloton en un autre point du voile. — B, portion d'un voile de *Rhizoctonia violacea* à un endroit où un sclérote commence à se former.

J'ai cultivé ce Rhizoctone dans les mêmes conditions que les endophytes d'Orchidées. Il donne alors un voile de filaments cylindriques, rampants, à croissance terminale, unis bientôt par des rameaux d'anastomose. Après quelques jours, des filaments moniliformes, riches en glycogène, apparaissent en divers points de ce voile, s'anastomosent entre eux et forment ainsi les sclérotes qui brunissent en vieillissant. Ces deux périodes de végétation ont été en particulier bien distinguées par Rolfs [**44**] qui en donne des figures ; elles sont exactement comparables aux périodes correspondantes de la formation du voile chez les endophytes d'Orchidées.

La ressemblance est surtout frappante entre le Rhizoctone de

la Pomme de terre et les endophytes de *Phalænopsis* ou *Vanda*, comme la figure 4 le met en évidence. L'examen de cette figure, et, mieux encore, la comparaison des préparations, ne laisse pas en doute qu'il s'agisse bien là de deux espèces très voisines dont la différence la plus notable est le diamètre des filaments moniliformes, toujours beaucoup plus grand chez le *Rhizoctonia violacea* que chez les endophytes d'Orchidées.

Ma conviction d'une étroite parenté entre ces espèces a été affermie par la découverte de pelotons de mycélium dans les cultures de *Rhizoctonia violacea*. Ces pelotons sont relativement rares et cela explique qu'ils n'aient pas été remarqués ni décrits ; leur présence dans les cultures est cependant constante, tous les voiles étudiés par moi en ont présenté quelques-uns, et cela aussi bien pour des cultures récemment obtenues de sclérotes que pour un mycélium gardé à mon laboratoire par réensemencements successifs depuis plus de cinq ans. Ces pelotons sont normalement assez peu fournis et deviennent rapidement méconnaissables par suite du flétrissement des filaments qui les forment ; ils rappellent par là exactement ceux qu'on observe dans les cultures des endophytes de *Phalænopsis* ou *Vanda*.

Cette ressemblance étroite et certaine doit évidemment être traduite en réunissant les endophytes d'Orchidées et le *Rhizoctonia violacea* dans un même groupe naturel. On n'a jusqu'à présent rangé dans le genre *Rhizoctonia* que des champignons formant des sclérotes, et une espèce au moins d'endophytes d'Orchidées n'en donne jamais. Mais je tiens pour assuré que la similitude complète des modes de végétation indique beaucoup plus sûrement la parenté de ces espèces que la présence ou l'absence de sclérotes.

Je crois donc pouvoir ranger les champignons d'Orchidées dans le genre *Rhizoctonia* d'après la simple assurance de leur proche parenté avec le *Rhizoctonia violacea*. Cette manière de faire aura pour le moment l'avantage de ne pas compliquer la nomenclature existante. Une révision générale des espèces du genre *Rhizoctonia* permettrait seule d'aboutir à une définition correcte du genre entier ou des subdivisions qu'il conviendrait d'y faire. Mais c'est là un travail qu'il m'a été actuellement impossible d'entreprendre.

§ 3. — Trois espèces de Rhizoctones d'Orchidées.

J'ai conservé depuis plusieurs années au laboratoire, par réensemencements successifs, des cultures d'endophytes isolés à diverses dates et provenant d'une vingtaine d'espèces d'Orchidées réparties dans onze genres différents. Pour la compréhension des expériences rapportées dans ce mémoire, il est indispensable de distinguer chacune des séries de cultures définie par son origine et par la date d'isolement du mycélium dont elle provient. Afin de simplifier, je désignerai ici chaque série de culture par une lettre particulière.

Au point de vue de la classification des endophytes les choses sont plus simples. Ces champignons sont moins variés que les plantes desquelles ils proviennent ; j'ai pu sans ambiguïté les répartir en trois espèces dont les caractères distinctifs sont très nets et d'une grande constance. Je donne ici les diagnoses de ces espèces d'après les caractères observés dans mes cultures. Quand ces cultures sont faites sur les milieux nutritifs au salep que j'ai constamment employés pour les semis de graines (voir Appendice, note I) le mycélium ne forme qu'un voile mince sur le milieu de culture et sur les parois humides des tubes. Sur des milieux nutritifs plus riches, tels que des morceaux de carotte stérilisés, ce voile peut devenir beaucoup plus épais et produire des filaments aériens. Mais, quelles que soient les conditions de culture, la distinction des trois espèces est toujours facile, aussi bien par l'aspect macroscopique que par l'étude au microscope.

1° *Rhizoctonia repens* (fig. 3).

Mycélium toujours rampant, formant sur les milieux nutritifs riches un voile épais, blanc jaunâtre, qui peut devenir brun clair tardivement. Filaments moniliformes ramifiés, groupés en petits amas granuleux, jamais anastomosés. Pelotons formés par l'enroulement de filaments mycéliens sur eux-mêmes pendant de nombreux tours.

Le plus grand nombre des champignons que j'ai isolés se

rattachent à cette espèce : elle est donc très répandue ; dans l'exposé de mes premières recherches [**6**], j'en ai donné déjà une description.

Les séries suivantes du *Rhizoctonia repens* ont servi à mes expériences :

Série L. — Mycélium isolé en juin 1903 ; provenant de jeunes plantules de *Cattleya Mossiæ* × *Lælia purpurata* obtenues par semis dans les serres de M. Magne, à Boulogne-sur-Seine.

Série L_1. — Mycélium isolé en novembre 1907 ; provenant des racines d'un *Lælia crispa* adulte cultivé dans les serres du Jardin des plantes de Caen.

Série S. — Mycélium isolé en septembre 1903 ; provenant des grosses racines d'un *Spiranthes autumnalis* récolté aux environs d'Alençon.

Série C. — Mycélium isolé en décembre 1903 ; provenant des racines d'un *Paphiopedilum insigne* cultivé dans une serre du Jardin des plantes de Caen (1).

Série C′. — Mycélium isolé en décembre 1905 ; provenant des racines du même *Paphiopedilum insigne*.

Série C_1. — Mycélium isolé en décembre 1905 ; provenant des racines d'un *Phragmopedilum* hybride (*P. Schlimii* var. *albiflorum* × *P. longifolium*) cultivé dans les serres du Jardin des plantes de Caen.

Série C_2. — Mycélium isolé en décembre 1905 ; provenant des racines d'un *Paphiopedilum Lawrenceanum* cultivé dans les serres de M. Thiébaux, à Germigny-l'Évêque.

Série C_3. — Mycélium isolé en décembre 1905 ; provenant des racines d'un *Paphiopedilum villosum* cultivé dans les mêmes serres que le précédent.

Série K. — Mycélium isolé en mars 1905 ; provenant des racines d'un *Cymbidium Lowianum* cultivé dans une serre du Jardin des plantes de Caen.

Série A. — Mycélium isolé en août 1905 ; provenant des racines d'un *Ærides maculosum* cultivé dans une serre du Jardin des plantes de Caen.

(1) Par la lettre C affectée de divers indices, je distingue les champignons des Orchidées communément réunies sous le nom de *Cypripedium*, que je désigne ici conformément à la nomenclature adoptée par Pfitzer [**36**].

Série B. — Mycélium isolé en novembre 1907 ; provenant de vieilles racines d'un *Bletilla hyacinthina* cultivé dans les serres du Jardin des plantes de Caen.

Série G. — Mycélium isolé en novembre 1907 ; provenant des racines d'un *Cœlogyne Massangeana* cultivé dans les serres du Jardin des plantes de Caen.

Malgré leur diversité d'origines, les champignons de ces différentes séries sont fort semblables. Il n'y a pas lieu d'hésiter à les ranger dans une même espèce, au moins si l'on prend la notion d'espèce dans son sens large.

Il existe cependant des différences relativement minimes et peut-être inconstantes entre les diverses séries. Ainsi les champignons de la série C ont toujours produit un voile plus épais et plus opaque que ceux des autres séries. Au contraire, pour les séries B et G le développement est lent, le voile peu serré produit seulement d'une façon tardive de rares et chétifs bouquets de filaments moniliformes.

2° **Rhizoctonia mucoroïdes** (fig. 4, A).

Au-dessus du voile lâchement appliqué sur le substratum se dressent de longs filaments aériens. Sur les milieux nutritifs riches ces filaments, abondants et serrés, forment une touffe d'un gris brunâtre : les jeunes cultures rappellent alors par leur aspect général celles des Mucor *ou* Sporodinia. *Les filaments moniliformes ramifiés forment en s'anastomosant de petits sclérotes irréguliers, ne dépassant guère 1 millimètre de diamètre, souvent confluents, épars sur le voile, blanchâtres d'abord mais prenant bientôt une couleur brune assez foncée. L'enroulement du mycélium des pelotons ne se prolonge pas pendant plus de quatre ou cinq tours, les pelotons se flétrissent rapidement.*

Cette espèce, bien que distincte, est assurément très voisine du *Rhizoctonia violacea*. Je l'ai rencontrée uniquement dans des racines de *Phalænopsis* ou de *Vanda* ; elle paraît habiter très régulièrement les diverses espèces de ces deux genres. A une dizaine de reprises, j'ai fait venir de serres diverses des racines de *Phalænopsis* ou *Vanda* d'espèces variées et j'ai toujours obtenu le même champignon, très facile d'ailleurs à isoler et à cultiver.

Pour mes expériences, je me suis servi surtout de deux séries de cultures :

Série P. — Mycélium isolé en février 1905 ; provenant des racines d'un *Phalænopsis amabilis* cultivé dans une serre du Jardin des plantes de Caen.

Série V. — Mycélium isolé en mars 1905 ; provenant des racines d'un *Vanda tricolor* de la même serre.

Je dois ajouter que j'ai rencontré une fois le *Rhizoctonia mucoroïdes* dans des circonstances assez particulières.

En février 1905 j'avais ensemencé une douzaine de tubes de culture avec de petits fragments de racines d'une Ophioglosse (*Ophioglossum vulgatum*) prise dans une plate-bande du Jardin des plantes de Caen ; j'ai obtenu le *Rhizoctonia mucoroïdes* dans un de ces tubes. La similitude du mycélium ainsi obtenu et de celui qui provenait du *Phalænopsis amabilis* était parfaite. J'aurais pu craindre un mélange accidentel de tubes ou une erreur d'étiquetage, mais la suite m'a montré que les deux échantillons de *Rhizoctonia mucoroïdes* que j'avais alors différaient profondément par leurs propriétés ; celui qui provenait de *Phalænopsis* faisait germer les graines de ce genre comme je le dirai plus loin, celui qui provenait des racines d'Ophioglosse n'avait au contraire aucune activité pour faire germer ces graines.

Il n'y a donc pas eu d'erreur et une forme inactive du *Rhizoctonia mucoroïdes* vivait bien dans le sol du Jardin des plantes de Caen, au contact de racines d'Ophioglosse (1).

3° **Rhizoctonia lanuginosa** (fig. 5).

Les cultures sur milieux nutritifs riches prennent un aspect cotonneux par suite du développement précoce sur le voile d'un duvet blanc de filaments aériens. Les filaments moniliformes, à articles allongés, s'anastomosent et forment des sclérotes compacts, charnus, à surface mamelonnée, d'abord blancs opalescents, prenant tardivement une teinte orangée ou ocracée pâle. Ces sclérotes sont peu nombreux ; leur taille est variable, les plus

(1) Je n'ai aucune raison pour penser que ce champignon ait vécu dans les racines ; celles-ci renferment, comme on sait, un champignon que je n'ai pas réussi à isoler.

gros dans mes cultures atteignaient la grosseur d'un pois. L'enroulement du mycélium en pelotons peut se prolonger pendant de nombreux tours.

J'ai obtenu plusieurs séries de cultures de cette espèce à partir des racines d'une même plante d'*Odontoglossum grande* cultivé dans les serres du Jardin des plantes de Caen :

Série O. — Mycélium isolé de jeunes racines en novembre 1904.

Série O′. — Mycélium isolé de vieilles racines en juillet 1905.

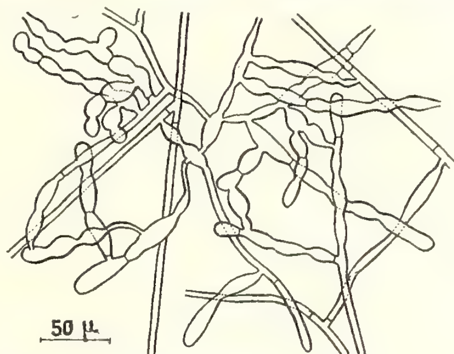


Fig. 5. — Portion d'un voile de *Rhizoctonia lanuginosa* (série O), à un endroit où un sclérote commence à se former.

Série O″. — Mycélium isolé de vieilles racines en juillet 1906.

Mes recherches ont été trop peu étendues pour que j'aie l'ambition d'en déduire une idée générale précise de la répartition naturelle des endophytes d'Orchidées. Cependant, à titre provisoire, je puis faire les remarques suivantes :

Les espèces d'un même genre d'Orchidées, quels que soient leur origine et le lieu actuel de leur culture, m'ont toujours fourni la même espèce de Rhizoctones ; il y a donc une certaine régularité dans le choix fait par les Orchidées de leurs champignons commensaux.

Le *Rhizoctonia repens* habite des Orchidées fort diverses appartenant à des branches nettement séparées de l'arbre généalogique de la famille. Les *Rhizoctonia mucoroïdes* et *lanuginosa* n'ont au contraire été rencontrés que dans de rares Orchidées qui sont parmi les plus évoluées de la famille, comme on le verra dans le chapitre II.

La symbiose étant un mode de vie très ancien des Orchidées, il est raisonnable de croire que l'évolution des champignons endophytes s'est faite en même temps que celle des plantes qui les hébergent. Je suis porté à croire d'après cela que le *Rhizoctonia repens* est une espèce primitive dont les *Rhizoctonia*

mucoroïdes et *lanuginosa* seraient tardivement dérivés. Dans ces conditions on pourrait considérer les sclérotes des deux dernières espèces comme provenant des filaments moniliformes isolés du *Rhizoctonia repens*; ceux-ci seraient peut-être à leur tour une forme dégradée d'appareil conidien.

§ 4. — *Rhizoctonia* et *Hypochnus*.

Au cours de recherches sur certaines maladies de la Pomme de terre, Rolfs [**43**, **44**] a eu l'occasion de compléter les connaissances précédemment acquises sur le cycle évolutif du *Rhizoctonia violacea*; Güssow [**16**] a déjà attiré l'attention sur ces recherches qui présentent à mon point de vue un grand intérêt.

A la base de tiges aériennes de Pomme de terre, provenant de tubercules infestés par des sclérotes du *Rhizoctonia violacea*, Rolfs a vu se développer un lacis de filaments bruns donnant naissance à des hyphes dressés terminés par des basides à deux ou quatre basidiospores.

L'hyménium fructifère ainsi formé est lâche et floconneux, il représente l'une des formes les plus simples et sans doute les plus primitives de fructification dans le groupe des Basidiomycètes à hyménium. Cette forme fructifère avait été observée antérieurement par Prillieux et Delacroix qui l'ont décrite sous le nom d'*Hypochnus Solani* [**41**], mais n'ont pas soupçonné son origine. Rolfs a montré que les basidiospores de cet *Hypochnus* reproduisent en germant la forme *Rhizoctonia*. L'évolution du Rhizoctone de la Pomme de terre se trouve ainsi connue d'une manière complète et sa place systématique fixée sans incertitude (1).

Malgré divers essais de culture dans des conditions variées, je n'ai jamais obtenu la forme fructifère parfaite des Rhizoctones d'Orchidées. Mais, comme je l'ai dit, ces champignons,

(1) Une question de synonymie reste seule en litige. Rolfs, tout en constatant expressément l'identité du champignon qu'il décrit avec l'*Hypochnus Solani* (Pr. et Del.) en fait, d'après l'avis de E. A. Burt, une variété du *Corticium vagum* (B. et C.). La distinction des *Hypochnus* et de certains *Corticium* peut aisément donner matière à des controverses que je n'ai nulle compétence pour trancher; je conserve le nom donné par Prillieux et Delacroix qui est actuellement admis dans les traités et dans les flores d'un usage courant.

spécialement le *Rhizoctonia mucoroïdes*, se rapprochent du Rhizoctone de la Pomme de terre d'une manière évidente. Cette ressemblance ne porte pas uniquement sur tel ou tel détail d'organisation, mais sur le mode général même de l'évolution ; elle paraît ainsi un indice assuré de proche parenté et non un fait de convergence accidentelle ; elle autorise par suite à penser que les endophytes d'Orchidées sont des formes stériles de Basidiomycètes appartenant au genre *Hypochnus* ou à des genres très voisins. Les formes fructifères parfaites de ces champignons pourront sans doute être trouvées un jour ou l'autre. Si j'en juge par l'insuccès de mes recherches, elles ne doivent pas exister communément dans les serres où l'on cultive les Orchidées exotiques et l'on doit considérer comme une règle générale que les endophytes s'y maintiennent le plus souvent sous leurs formes stériles.

Il est intéressant de rappeler ici que dans un autre cas déjà une forme *Rhizoctonia* a pu être identifiée avec un *Hypochnus*. Il s'agit d'un champignon décrit par Léveillé [**22**] sous le nom de *Rhizoctonia centrifuga*, qui forme sur les écorces d'arbres des voiles aranéeux circulaires parsemés de petits sclérotes bruns. Les frères Tulasne [**52**] ont observé et décrit sous le nom d'*Hypochnus centrifugus* la forme fructifère de ce Rhizoctone ; elle apparaît sur les voiles développés à l'abri de la lumière, qui deviennent plus denses et produisent un hyménium blanc de filaments terminés par des basides (1).

Les filaments de ce champignon présentent des boucles d'anastomose (*Schnallenverbindungen*) entre les articles contigus d'un même filament. C'est une particularité bien connue dans ce cas, la figure du traité de A. de Bary [**1**] qui s'y rapporte étant reproduite dans de nombreux ouvrages relatifs aux champignons. J'ai observé de semblables boucles d'anastomose sur les filaments d'un mycélium remplissant les vieilles tiges creuses du *Neottia Nidus-avis* et aussi les fruits souterrains de cette espèce où des graines étaient en germination [**4**].

(1) Une question de synonymie semblable à celle que soulève la classification de l'*Hypochnus Solani* pourrait se poser ici, puisque d'après l'opinion de Broom — rapportée par les frères Tulasne — l'*Hypochnus centrifugus* peut être rattaché au *Corticium arachnoideum* de Berkeley.

Schacht [45] a décrit une particularité semblable pour un mycélium observé à la surface ou même dans les cellules externes du rhizome de l'*Epipogium Gmelini*. Il s'agit peut-être dans les deux cas de formes libres d'endophytes d'Orchidées, différentes de celles que j'ai décrites dans ce chapitre, mais appartenant au même groupe et se rapprochant par un trait de l'*Hypochnus centrifugus*.

CHAPITRE II

LES PHÉNOMÈNES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LES ORCHIDÉES

Je décrirai dans ce chapitre les phénomènes normaux de la germination chez diverses Orchidées qui ont servi à mes expériences (1) et j'essaîrai en partant de là de retracer l'évolution qu'ont dû subir les modes de développement dans toute la famille.

Pour diriger sûrement cette étude, il faut tenir un grand compte des rapports établis entre les diverses Orchidées par les classifications naturelles fondées sur l'examen des plantes adultes ; on doit évidemment rechercher les modes de germination les plus primitifs chez les Orchidées qui sont à tous points de vue les plus simples et considérer comme des modes dérivés ceux qu'on observe chez les plantes les plus complexes de la famille. Il est donc utile, afin de limiter dès l'abord le domaine des faits accessibles à ma tentative, d'acquérir une idée sur la phylogénie des Orchidées en général ; cela est devenu possible grâce aux documents patiemment réunis et coordonnés par Pfitzer.

Un examen de la classification naturelle proposée par ce savant spécialiste [35] suggère que, dans une large mesure, l'évolution des Orchidées épiphytes a été indépendante de celle des Orchidées terrestres, l'un ou l'autre des modes de vie pouvant, à quelques exceptions près, caractériser les grandes subdivisions de la famille.

(1) Les détails relatifs aux modes de culture ou à l'origine des graines employées sont donnés dans les notes I, II et IV de l'Appendice.

Les Orchidées épiphytes se rattachent presque exclusivement à une grande série naturelle correspondant à peu près à l'ensemble des Épidendrées et Vandées de Bentham. Cette série est définie par l'existence d'une étamine unique, la position des pollinies dont le sommet est tourné vers le rostellum, la caducité de l'anthère qui tombe après l'enlèvement du pollen et l'existence d'articulations aux feuilles. Presque toutes les Orchidées de serre appartiennent à ce grand groupe. Dans la première partie de ce chapitre je comparerai les modes de germination de plusieurs d'entre elles en les énumérant à peu près dans l'ordre adopté par Pfitzer pour leur classification. Ces diverses Orchidées présentent à de nombreux points de vue des degrés croissants de complexité ; leurs modes de germination variés s'enchaînent d'une façon assez graduelle pour qu'on puisse penser qu'ils représentent des étapes de l'évolution naturelle.

Les Orchidées terrestres appartiennent à plusieurs séries bien distinctes qui sont comme autant de branches séparées d'un arbre généalogique. Ce sont d'abord les Orchidées diandres, à deux ou trois étamines fertiles, parmi lesquelles les deux genres d'Apostasiées occupent un rang inférieur, tandis que les Cypripédiées atteignent le plus haut degré d'évolution. Il faut mettre à part ensuite les Ophrydées, groupe très homogène d'Orchidées à bulbes, dont l'étamine unique renferme des pollinies attachées au rostellum par leur base. On doit distinguer enfin des séries précédentes la grande tribu assez variée des Néottiées dont les pollinies tournent leur sommet vers le rostellum, mais dont l'anthère est persistante après la chute du pollen et dont les feuilles sont dépourvues d'articulation. Dans la seconde partie de ce chapitre j'étudierai, autant que cela est possible, l'évolution des modes de germination dans chacune de ces séries naturelles.

PREMIÈRE PARTIE

L'ÉVOLUTION DES ÉPIDENDRÉES ET VANDÉES.

Dans le grand groupe d'Orchidées généralement épiphytes dont j'entreprends l'étude, l'évolution paraît avoir été plus

accentuée que dans aucun autre. La série des genres que j'examinerai part de formes relativement primitives, pour aboutir à d'autres qui présentent le plus haut degré de complexité réalisé dans toute la famille.

Le *Bletilla hyacinthina*, une Orchidée d'Extrême-Orient dont je parlerai d'abord, occupe incontestablement dans tout le groupe un rang des plus inférieurs. On trouve réunis chez cette espèce un ensemble de caractères communs à toutes les Orchidées primitives en général, tels que l'habitat terrestre, le mode de végétation sympodial, la préfoliation convolutive, la position terminale des inflorescences, l'indépendance des masses polliniques par rapport au rostellum. Pfitzer a clairement mis en évidence la valeur de ces caractères ancestraux ; j'aurai à noter leur disparition progressive chez les divers genres de plus en plus évolués que j'étudierai ensuite.

§ 1. — **Bletilla hyacinthina** (Reich.) (1).

Mode de végétation a l'état adulte

J'examinerai tout d'abord la manière dont végète le *Bletilla hyacinthina* à son état adulte, surtout afin de bien fixer le mode de symbiose auquel cette plante est soumise. A des différences de détail ou de degré près, les remarques que j'aurai à faire à ce sujet s'appliqueraient en général aux Orchidées à végétation sympodiale produisant des rhizomes articulés ou des bulbes. L'examen que j'ai fait autrefois [**4**] du cas des Ophrydées le montrerait au mieux.

Une plante de *Bletilla* à l'état de repos, telle qu'on peut la voir en décembre, est réduite à un rhizome articulé, souvent ramifié, toujours vert et superficiel. Chaque article du rhizome est constitué par un tubercule discoïde montrant les cicatrices circulaires de feuilles tombées et relié à l'article suivant par

(1) Cette espèce est souvent encore désignée sous le nom de *Bletia hyacinthina* (R. Br.) et j'ai moi-même eu le tort d'adopter précédemment [**6**] cette désignation fautive. La position de l'inflorescence qui est latérale chez les *Bletia* est une raison suffisante pour légitimer la distinction, mais je pourrai en donner une raison nouvelle. En effet, d'après une figure de Beer [**2**], le *Bletia verecunda* germe en donnant un protocorme discoïde, du type cattléyen, c'est-à-dire tout autrement que le *Bletilla*.

une courte digitation horizontale (fig. 1, Pl. I) ; là où le rhizome se ramifie, un même article est relié par deux digitations à deux tubercules voisins. A l'époque dont je parle, ce rhizome ne porte que des débris de racines plus ou moins désorganisées et aucune racine vivante.

Quand on suit la marche de la végétation annuelle, à partir de l'état que je viens de décrire, on peut y distinguer deux séries de phénomènes correspondant à deux périodes successives.

La première période est caractérisée par le développement de pousses feuillues qui se dressent à l'extrémité des digitations libres portées par les articles terminaux du rhizome (fig. 1, pl. I). Cette période est par excellence celle de la végétation active ; l'apparition des bourgeons floraux au dehors, qui se produit en mars, peut être considérée comme marquant sa fin.

La poussée de jeunes racines qui commencent à s'accroître dans le cours de mars et d'avril précède de très peu le début de la seconde période. Peu après cette sortie des racines, les entre-nœuds basilaires de chaque tige aérienne commencent à s'épaissir et un ou deux des bourgeons situés à l'aisselle des premières feuilles de ces tiges se développent en courtes pousses horizontales. Ainsi se forme chaque article du rhizome avec son tubercule et ses digitations; il acquerra son aspect définitif en automne, au moment où les tiges aériennes se flétriront. L'épisode essentiel qu'est la tubérisation des articles du rhizome peut, mieux que tout autre, caractériser cette seconde période de la végétation annuelle ; elle correspond aussi à l'époque de la formation des fruits qui mûrissent en octobre.

Les champignons n'infestent jamais le rhizome ; tant que la plante y est réduite, elle est tout à fait indemne. La première période de végétation active est donc une période d'autonomie. La seconde période au contraire devient presque dès son début une période de commensalisme ; les jeunes racines sont en effet régulièrement infestées dès qu'elles atteignent une longueur de quelques centimètres. Comme à l'ordinaire, les champignons pénètrent les racines en voie de développement dans la région située en arrière de la zone de croissance; ils végètent quelque temps dans l'écorce formant des pelotons dans les cellules, jusqu'au moment où ils y sont digérés. Les racines qui ont cessé

de s'accroître ne sont plus sujettes à des infestations nouvelles et, bien avant leur désorganisation, elles ne renferment plus que des pelotons digérés, à l'exclusion de mycélium vivant.

De ces constatations il résulte deux conséquences qui contribuent à faire comprendre la nature des rapports existant entre la plante et son champignon commensal.

La plante, au cours de sa période de végétation active, différencie ses principaux organes sans avoir à subir l'action des champignons. Elle est soumise à cette action seulement à partir du début de la seconde période, pendant un temps difficile à limiter exactement mais qui ne doit pas dépasser six mois. C'est pendant ce temps qu'elle forme son rhizome et qu'elle mûrit ses fruits.

Les champignons sont assujettis à un régime analogue. Pendant quelques mois chaque année, ils peuvent vivre en symbiose, entrer dans les racines, y rester quelque temps et sans doute en sortir parfois, pour retourner au sol, avant d'être intégralement détruits par digestion (1). Mais pendant une longue période ensuite la plante ne leur offre plus aucune porte d'entrée accessible et ils doivent uniquement végéter dans le sol. Cette seconde constatation prend toute son importance si l'on songe au fait, établi plus loin, que la vie en symbiose est pour les champignons le moyen d'acquérir une sorte de virulence, un pouvoir d'action sur leurs hôtes, et que la vie autonome entraîne au contraire l'atténuation de cette activité particulière.

Dans ce cas donc la plante est en définitive soustraite pendant au moins la moitié de sa vie à toute action de ses commensaux. Ceux-ci, d'autre part, à cause du régime même que cet état de chose leur impose, se trouvent empêchés d'accroître d'une façon continue leur pouvoir d'action sur leur hôte. Il s'agit là, à mon sens, d'une forme primitive de symbiose ; l'examen des phénomènes de la germination chez le *Bletilla* permettra mieux encore d'apprécier son imperfection.

(1) Les conditions de l'entrée et de la sortie des champignons seront étudiées d'une manière générale dans le chapitre IV.

Les graines et leur germination.

Chez les Monocotylédones en général, les graines mûres ont un albumen et un embryon normalement différencié ; il devait en être ainsi chez les ancêtres des Orchidées. Mais chez la plupart des représentants actuels de cette famille, l'albumen disparaît de très bonne heure dans la jeune graine, ou ne s'y forme pas du tout ; l'embryon reste indifférencié, sans cotylédon ni radicule ; souvent il porte encore un suspenseur à sa maturité. Le tégument de la graine est mince, réticulé, et d'ordinaire transparent.

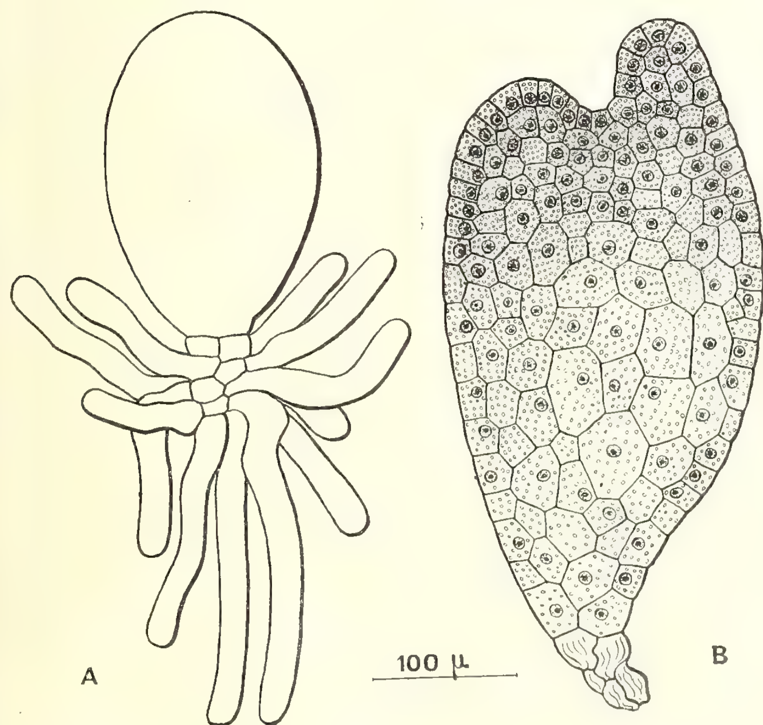


Fig. 6. — *Bletilla hyacinthina.* — A, embryon avec son suspenseur ramifié, deux mois avant la maturité de la graine. — B, coupe longitudinale dans l'embryon d'une graine mûre, montrant à la partie inférieure le reste du suspenseur flétri et à la partie supérieure le cotylédon.

L'étude des graines de *Bletilla* fournit une nouvelle raison pour considérer cette plante comme une Orchidée primitive. J'ignore s'il y a ou non début de formation d'un albumen ;

la graine mûre en est dépourvue, elle ne comprend comme à l'ordinaire qu'un embryon et un tégument mince, mais l'embryon atteint un état exceptionnel. Deux mois avant la maturité de la graine il est encore indifférencié et porte à son pôle postérieur un suspenseur ramifié (fig. 6, A) ; il est alors comparable, par sa taille et son degré de différenciation, aux embryons mûrs du plus grand nombre des Orchidées. Avant la maturité le suspenseur se flétrit et un cotylédon commence visiblement à se développer à la partie antérieure du corps embryonnaire (fig. 6, B).

Ces embryons de *Bletilla* sont donc plus volumineux et mieux organisés que ceux des Orchidées dont je m'occuperai par la suite. Ils montrent aussi une vitalité plus grande, car ils peuvent se développer sans le concours de champignons, même sur des milieux de culture dilués, dans des conditions comparables à celles de la vie normale. La symbiose, qui est pour les Orchidées en général une condition nécessaire du premier développement, n'est encore ici qu'une condition facultative. C'est là un fait exceptionnel, mais d'un grand intérêt, car il rend possible d'étudier l'action des champignons en comparant directement le développement de plantules autonomes et de plantules infestées.

Pendant cinq années successives, j'ai fait des semis de *Bletilla* en m'efforçant de réaliser des conditions où cette comparaison puisse se faire d'une façon instructive. Les premières expériences, déjà rapportées ailleurs [**6**], m'avaient simplement démontré que la symbiose est facultative. Plus tard, j'ai reconnu que le développement peut se faire suivant différents modes. Instruit enfin par la critique de ces essais préliminaires, lorsque j'ai eu par ailleurs constaté l'existence de variations d'activité chez les champignons, j'ai pu réaliser des expériences qui précisaient les conditions d'où dépendent les divers modes du développement. Ces expériences seront décrites et commentées dans les chapitres III et VI ; pour le moment j'anticiperai sur leurs résultats par mes affirmations, mon seul dessein actuel étant de faire connaître les modes de symbiose chez le *Bletilla* et les modes de développement qui leur correspondent.

Les graines semées sans champignons sur les milieux nutritifs dilués germent lentement et donnent des plantules frêles, dont

l'élevage prolongé est difficile, mais qui présentent un mode très régulier de croissance (fig. 7, A à D). Après que l'embryon s'est fixé au sol par quelques touffes de poils absorbants, le cotylédon s'accroît en une petite feuille verte et l'axe hypocotylé s'allonge en formant une tigelle cylindrique et grêle. Les entre-nœuds de la tige qui se développe ensuite au-dessus du cotylédon sont en tout semblables à l'axe hypocotylé et de même les feuilles successives ressemblent au cotylédon. L'élongation régulière de la tige résulte surtout, comme il est normal, de l'allongement individuel des cellules de chaque entre-nœud.

Les phénomènes du développement sont au début les mêmes quand on inocule les semis avec un mycélium de *Rhizoctonia repens* suffisamment atténué par la vie en culture pure. La chose n'est pas surprenante car les plantules jouissent tout d'abord dans ce cas d'une immunité remarquable : le mycélium pénètre bien immédiatement quelques cellules du pôle embryonnaire où le suspenseur s'attachait — c'est toujours chez les Orchidées la première région vulnérable — mais il est rapidement digéré par ces cellules, et ne produit ainsi qu'une infestation très restreinte et presque sans effet (fig. 7, E). Plus tard seulement, après plus de deux mois de culture, l'infestation peut récidiver au moment où l'axe hypocotylé a terminé sa croissance. Le champignon peut alors pénétrer la tigelle par la base des touffes de poils absorbants qu'elle porte et il forme dans sa partie moyenne une plage infestée plus ou moins étendue. Jamais cette infestation secondaire ne s'étend jusqu'au nœud cotylédonaire, mais plus tard les entre-nœuds supérieurs, dès qu'ils ont leur taille définitive, peuvent être infestés tour à tour directement et d'une façon assez irrégulière (fig. 7, G, H) (1).

Ces infestations répétées et tardives, au moins si l'activité du champignon n'est pas tout à fait disparue, ont pour effet d'activer la croissance sans changer d'abord son mode. Mais en

(1) J'ai donné ailleurs [**6**] de plus amples détails sur les premières expériences, faites au début de 1904, qui m'ont permis de comparer le développement des plantules soit sans champignons, soit avec un mycélium atténué de *Rhizoctonia repens*. La figure 7 résume les faits constatés dans ces expériences. Les semis avaient été faits sur des plaques de coton imbibées d'une décoction de salep dont la concentration était inférieure à 1. Le mycélium utilisé pour les inoculations était celui de la série L, âgé de huit mois au moment de son emploi.

définitive les entre-nœuds qui naissent à la partie supérieure de la tige restent courts, les nœuds correspondants produisent

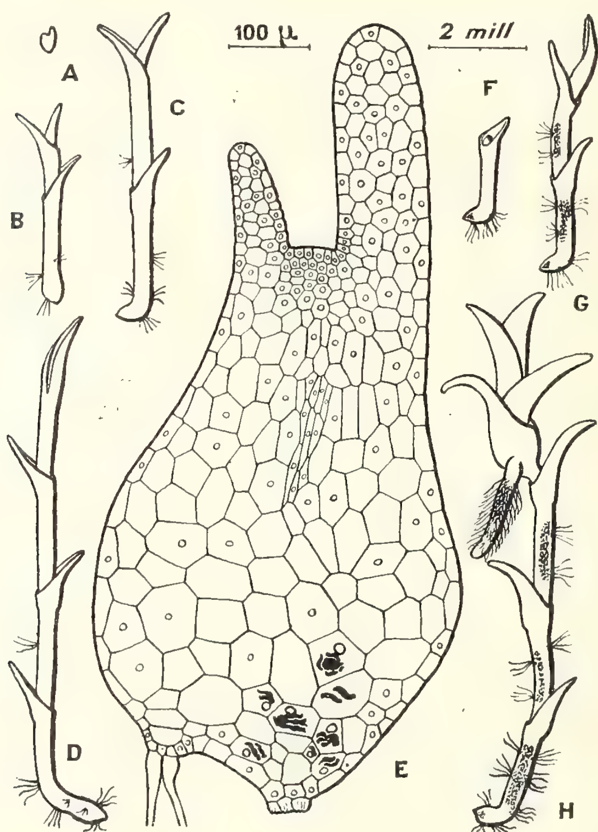


Fig. 7. — *Bletilla hyacinthina*. — A à D, étapes successives du développement sans champignons, depuis l'embryon de la graine mûre jusqu'à une plantule de cinq mois et demi. — E, coupe longitudinale dans une plantule de un mois, inoculée avec un mycélium atténué de *Rhizoctonia repens*; dans quelques cellules de la région inférieure, on voit du mycélium digéré à côté du noyau. — F à H, étapes suivantes du développement pour des plantules inoculées de même, jusqu'à l'âge de cinq mois et demi; les régions infestées, vues par transparence, sont ombrées. L'échelle pour 100 μ se rapporte à la figure E, l'échelle pour 2 millimètres à toutes les autres figures.

des feuilles plus larges, serrées les unes contre les autres (fig. 7, H), et il se constitue ainsi un jeune bulbe qui n'est jamais pénétré par les champignons; les premières racines sortent de sa base et s'infestent au contact du milieu de culture. Jusqu'à l'apparition de ce bulbe le développement se fait avec les champignons atténués comme sans champignons et, dans l'un comme dans

l'autre cas, ce premier développement ne présente pas de caractères orchidéens accentués. L'absence de racine primaire,

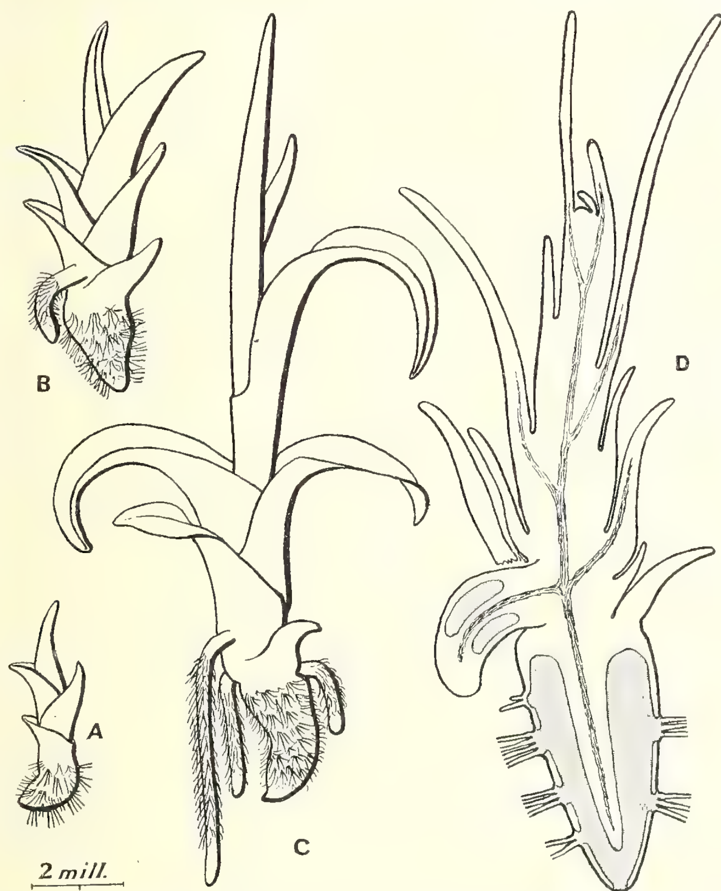


Fig. 8. — *Bletilla hyacinthina.* — A, B, C, trois plantules obtenues avec un mycélium actif de *Rhizoctonia repens*; la plantule C est âgée de quatre mois; le grossissement indiqué par l'échelle de 2 millimètres est le même que pour les plantules de la figure 7. — D, coupe longitudinale dans une plantule du même semis, à un grossissement un peu plus fort; la région infestée par les champignons est ombrée.

qui est sans doute une conséquence directe de l'état rudimentaire des embryons, est le seul fait important qui se retrouvera constamment par la suite; mais chez les jeunes plantules élancées et grêles de *Bletilla* rien encore ne fait pressentir les formes juvéniles si particulières des Orchidées à protocorme.

Il en est tout autrement quand on inocule les jeunes semis avec du mycélium de *Rhizoctonia repens* ayant acquis un haut

degré d'activité par séjour dans des plantules d'Orchidées. Dans ce cas le mycélium pénètre aussi tout d'abord l'embryon par la région où s'attachait le suspenseur, mais au lieu d'être prématurément digéré, il s'étend largement (fig. 8, D) ; il s'institue ainsi dès le début de la vie libre un état de symbiose qui se prolongera pendant tout le cours du premier développement sans discontinuité.

Ce nouvel état de chose paraît favorable aux plantules, dont la végétation devient plus rapide et plus vigoureuse ; il entraîne deux conséquences importantes en ce qui concerne le mode de leur développement.

D'une part l'axe hypocotylé, au lieu de rester grêle, se développe en un organe de forme conique et relativement massive, couvert sur toute sa surface de touffes de poils absorbants et envahi par les champignons dans toute la longueur de son écorce, comme le montre la figure 8. Cet organe, qui prend en définitive l'apparence d'une racine et qui sans doute en a les fonctions, est évidemment homologue du protocorme des Orchidées en général et en représente à mon sens la forme primitive.

D'autre part, le premier bulbe dont on a noté tout à l'heure la naissance tardive apparaît ici précocement et présente un aspect plus caractéristique. C'est directement au-dessus du protocorme que les premiers entre-nœuds courts se forment et ils constituent l'axe d'un jeune bulbe portant des feuilles à large gaine et bientôt des racines (fig. 8, C). Ici encore le bulbe reste indemne de champignons et, après le protocorme, ce sont seulement les racines qui s'infestent (1).

Quel qu'ait été au début le mode du développement, le premier bulbe une fois formé et enraciné s'isole ; il doit constituer plus tard, en s'épaississant, l'article initial du rhizome après que la première pousse feuillue dressée, et bien entendu pas florifère, a

(1) Les plantules représentées dans la figure 8 appartenaient à un semis fait en février 1906, sur du coton imbibé de décoction de salep à la concentration 3. L'inoculation avait été faite avec le mycélium C' de *Rhizoctonia repens*, récemment isolé et d'activité assez grande. La concentration relativement élevée de la solution nutritive employée et le haut degré d'activité du champignon ont agi simultanément pour imposer aux plantules la formation d'un protocorme, mais on verra plus loin qu'une seule de ces conditions peut suffire pour amener ce résultat.

émergé de son centre (fig. 8, C). J'ai vu moi-même dans un semis horticole, où les graines avaient germé sans former de protocorme, les bulbes se former comme dans mes semis expérimentaux et s'isoler ensuite. Les deux jeunes plantules de *Bletilla* figurées par Pfitzer [**35**], sont réduites à leur premier bulbe, encore grêle ou déjà épaissi.

Entre les cas extrêmes de l'infestation tardive sans formation de protocorme et de la symbiose précoce avec protocorme bien caractérisé, il y a des intermédiaires; un examen des figures de la planche I peut suffire à en révéler l'existence. Il est vraisemblable aussi qu'on pourrait obtenir un protocorme et un bulbe mieux caractérisés encore par l'action de champignons d'activité exceptionnelle. Mais les faits que j'ai observés suffisent à établir la dépendance étroite du mode de développement et du mode d'infestation et à indiquer la direction primitive qu'a pu prendre l'évolution des Orchidées par suite des progrès de la vie en symbiose avec leurs commensaux.

L'examen des documents imparfaits qu'on possède sur la germination des Orchidées en général permet de supposer que le cas du *Bletilla hyacinthina*, assurément exceptionnel, n'est pas tout à fait unique.

Chez le *Sobralia macrantha*, Treub [**50**] a signalé l'existence d'un embryon à cotylédon différencié. Irmisch [**17**] a figuré la coupe longitudinale d'une jeune plantule de la même espèce et il y représente des cellules toutes semblables les unes aux autres et à contenu transparent. Or cet admirable observateur, bien qu'il n'ait généralement pas reconnu l'existence de champignons dans les plantules d'Orchidées, ne manque jamais de signaler quand il les rencontre des cellules à contenu opaque ou brunâtre qui sont évidemment des cellules infestées; le fait qu'il n'indique rien de semblable pour le *Sobralia macrantha* tend à prouver la possibilité pour les embryons de cette Orchidée de se développer assez notablement sans le concours de champignons. Enfin, à en croire une figure de Beer [**2**], il paraît que les jeunes plantules de ce *Sobralia* peuvent prendre au début une forme allongée. D'après Pfitzer [**34**], on observe des faits analogues chez le *Platyclinis glumacea* : l'embryon a déjà un cotylédon

différencié dans la graine mûre et il présente au début de la germination une période d'élongation bien marquée.

Les *Platyclinis* appartiennent à une des tribus les plus inférieures du grand groupe d'Orchidées qui m'occupent et ont autant de droits que le *Bletilla* d'y être considérés comme des types primitifs. On peut d'autre part considérer les genres *Sobralia* et *Bletilla* comme assez proches parents (1).

Il se peut donc que, parmi les Orchidées qui m'occupent ici, plusieurs types primitifs présentent des embryons mieux différenciés qu'à l'ordinaire, pouvant facultativement se développer sans donner naissance à un protocorme infesté. On ne connaît en tout cas rien de semblable chez les Orchidées épiphytes plus hautement évoluées, ni chez les Orchidées terrestres que j'étudierai à la fin de ce chapitre. Ainsi il apparaît bien que les caractères du premier développement chez *Bletilla hyacinthina* sont des vestiges, rarement conservés, d'un état ancestral.

§ 2. — **Cattléyées.**

Les genres *Cattleya*, *Lælia* et *Brassavola* de la tribu des Cattléyées comprennent un assez grand nombre d'espèces communément cultivées en serre et fréquemment hybridées. C'est de ces plantes qu'il m'a toujours été le plus facile de me procurer des fruits ; ces fruits sont généralement de grande taille et leurs graines très nombreuses peuvent garder plusieurs mois leur pouvoir germinatif. Toutes ces facilités réunies m'ont amené à me servir de graines de Cattléyées pour mes expériences, chaque fois qu'un problème nouveau se posait par l'enchaînement de mes recherches. On trouvera dans la note IV de l'Appendice une énumération des diverses Cattléyées hybrides dont j'ai fait des semis et les dénominations abrégées que j'emploierai pour les distinguer dans la suite de ce mémoire. D'après ce que j'en ai vu, les graines de ces Cattléyées germent à bien peu près de même. J'ai fait connaître déjà [**6**] les conditions et les modes de

(1) Le Pflanzen familien [**35**] répartit ces deux genres dans les tribus différentes des Sobraliinées et des Thuniinées, mais les représentants de ces deux tribus ont d'incontestables ressemblances que Pfitzer rappelait déjà [**34**] alors qu'il classait encore les *Bletilla* avec les *Sobralia* dans la première.

cette germination ; il me suffira ici d'en rappeler sommairement les faits essentiels, dans le seul but de bien marquer la transition naturelle entre le *Bletilla hyacinthina* et les Orchidées que j'étudierai ensuite.

Bien que les Cattléyées soient épiphytes, leur mode de végétation à l'état adulte diffère assez peu de celui du *Bletilla hyacinthina.* Ce sont aussi des plantes à rhizome sympodique dont les branches dressées sont souvent tubérisées à leur base. Elles perdent leurs racines tous les ans et vivent par conséquent en symbiose avec le *Rhizoctonia repens* d'une manière intermittente. Comme caractère ancestral ces Orchidées ont encore conservé la position terminale des inflorescences. La parfaite différenciation de caudicules aux pollinies, la préfoliation duplicative sont au contraire des traits plus modernes indiquant que les Cattléyées ont dépassé le degré d'évolution où est resté le *Bletilla.* L'étude des graines et de leur germination confirme en ce sens les conclusions tirées de l'examen des plantes adultes.

Les graines renferment un embryon ovoïde, indifférencié, dont la longueur ne dépasse pas 250 μ, et qui porte encore à maturité un suspenseur filiforme (fig. 9, A). Sur les milieux nutritifs dilués la germination de ces graines sans champignons est impossible. Cependant dans ces conditions l'embryon verdit, après plusieurs mis d e culture il forme même des stomates et des rudiments de poils absorbants qui ne s'allongent pas, mais il garde une forme ovoïde et n'arrive même pas par son faible accroissement à déchirer tout à fait le tégument de la graine. Je conserverai le terme de « sphérules » que j'ai employé ailleurs pour désigner ces embryons verdis et quelque peu accrus en l'absence de champignons (fig. 9, B).

L'infestation des sphérules par du mycélium actif de *Rhizoctonia repens* est immédiatement suivie d'une véritable crise de croissance qui entraîne en définitive la transformation du corps embryonnaire en un protocorme caractéristique.

Tout d'abord l'embryon s'accroît en longueur et s'élargit en même temps dans sa partie antérieure ; le jeune protocorme prend ainsi la forme d'une toupie, exactement symétrique par rapport à un axe, ayant le suspenseur à sa pointe, tandis que le méristème terminal occupe le fond d'une légère dépression

diamétralement opposée (fig. 9, C). A ce premier état, la plantule fixée au substratum par des touffes de poils absorbants, qui se sont accrus aussitôt après l'infestation, n'est pas sans analogie avec un protocorme de *Bletilla*.

Dans la suite, à partir du moment où un bourgeon terminal

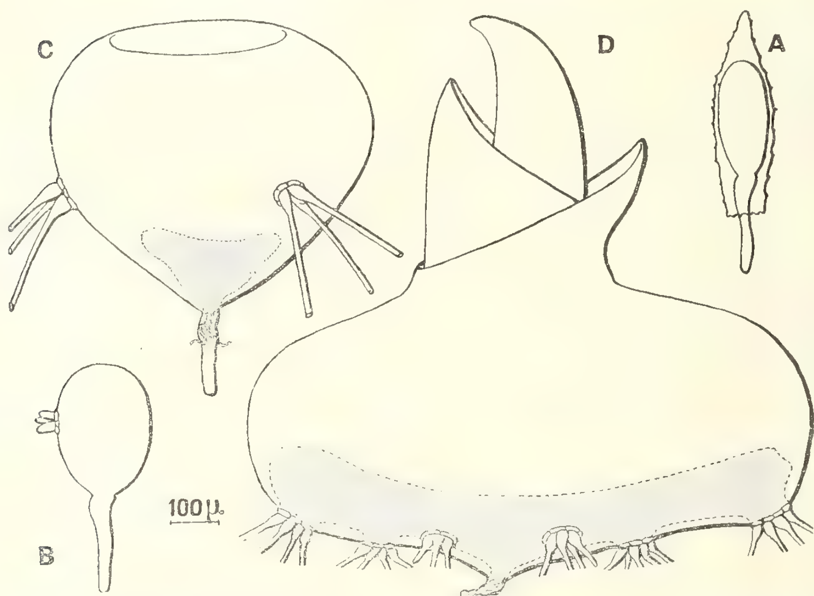


Fig. 9. — Diagrammes montrant les étapes du développement d'une Cattléyée. — A, embryon d'une graine mûre, avec son suspenseur; le tégument de la graine est représenté par son contour apparent. — B, embryon développé en « sphérule » après plusieurs mois de culture pure. — C, jeune protocorme provenant d'une sphérule comparable à B, deux semaines après l'infestation. — D, plantule plus âgée, montrant le protocorme tubérisé discoïde et le bourgeon terminal. Les régions infestées, vues par transparence, sont ombrées.

est apparu, la croissance en longueur du protocorme s'arrête, mais il continue à s'élargir transversalement et, dans les cas les plus typiques, il arrive ainsi à prendre la forme d'un disque épais portant le bouquet serré des premières feuilles au centre de sa face supérieure (fig. 9, D). Cette transformation du protocorme en un tubercule discoïde correspond, si je ne me trompe, à la formation du premier bulbe chez le *Bletilla*. Mais tandis que chez cette Orchidée primitive l'apparition du protocorme, la formation du premier bulbe et son épaississement marquaient des étapes bien distinctes du développement, chez les Cattléyées, au contraire, ces phénomènes se succèdent immédiatement et

se confondent presque, puisque c'est le protocorme lui-même qui s'épaissit et mérite le nom de tubercule embryonnaire.

Le mode initial de la symbiose chez les Cattléyées est assez exactement comparable à celui qu'on observe dans le second mode de germination du *Bletilla hyacinthina*. Le mycélium pénètre par le suspenseur près de son point d'attache ; l'infestation s'étend d'abord dans la pointe du protocorme, puis progresse continûment de proche en proche. Comme chez le *Bletilla* la partie centrale du protocorme reste indemne, les champignons étant localisés dans quelques assises de cellules sous-épidermiques. La zone infestée, dont la forme théorique est toujours celle d'une cloche, est ici très élargie ; elle reste localisée à la face inférieure du tubercule embryonnaire discoïde et ne s'étend jamais à la face supérieure du disque, ni, à plus forte raison, jusqu'au bourgeon terminal; les champignons finissent par être complètement digérés dans les cellules après que le tubercule embryonnaire a achevé sa croissance. Les premières racines qui sortent de la base de la pousse feuillue, ou parfois même des flancs du protocorme, s'infestent directement au contact du milieu de culture.

Du *Bletilla hyacinthina* aux Cattléyées, le chemin parcouru peut en définitive s'apprécier par des signes assez nombreux. Les embryons des graines ont régressé et ne présentent plus de différenciation morphologique, ils ont en même temps perdu la faculté de se développer d'une manière autonome. La symbiose est nécessaire et non plus facultative; en conséquence il n'y a plus qu'un seul mode de développement possible et l'existence d'un protocorme est constante. Au lieu enfin qu'il y ait formation plus ou moins tardive d'un bulbe distinct du protocorme, c'est ce protocorme même qui se transforme précocement en tubercule embryonnaire. Malgré ces conditions et ces formes nouvelles des phénomènes initiaux du développement, le mode de végétation à l'état adulte n'a pas sensiblement varié.

Le mode de germination cattléyen peut être caractérisé par la formation constante d'un protocorme à symétrie axiale, tubérisé précocement, d'une façon plus ou moins intense, au dessous de la tige primaire unique qu'il produit. Ce mode de germination doit être assez répandu chez les Orchidées épiphytes.

D'après les documents réunis par Pfitzer [**34**], il paraît se rencontrer non seulement chez les *Epidendrum*, qui sont des Cattléyées voisines de celles dont je viens de faire l'étude, mais encore chez d'autres Épidendrées comme les *Bletia* ou les *Masdevalia* et même chez des Vandées comme les *Zygopetalum*. Chez les Vandées les plus hautement évoluées, dont j'étudierai maintenant divers genres, on rencontre des types plus différenciés de protocorme, apparemment dérivés du type cattléyen, mais par une évolution qui s'est faite au moins dans deux directions différentes.

§ 3. — *Cymbidium*.

J'ai semé une seule fois des graines hybrides de *Cymbidium* et j'ai obtenu quelques plantules avec le mycélium de *Rhizoctonia repens* que j'avais trouvé vivant en commensal dans les racines du *Cymbidium Lowianum*. On trouvera dans la note IV de l'Appendice quelques détails sur ces semis ; ils ont été peu prospères, mais au moins ils m'ont permis de connaître les premiers phénomènes de la germination et c'est ici tout ce qui importe.

Les embryons indifférenciés des graines mûres étaient presque sphériques avec leur suspenseur partiellement flétri ; les cellules de l'embryon contenaient toutes en abondance des granules de réserve se colorant en jaune foncé dans les solutions iodées.

Ces embryons plus volumineux et mieux fournis de réserve que ceux des Cattléyées ont été aussi capables d'un développement autonome plus considérable. Quelques jours après le semis ils se gonflent et il apparaît de l'amidon dans toutes leurs cellules en assez grande quantité ; cet amidon disparaît peu à peu ensuite tandis que l'embryon se développe et verdit. En quelques semaines, il se forme alors des sphérules comparables à celles des Cattléyées, mais le développement peut ne pas s'arrêter là. Après quatre mois de culture pure, j'ai vu un grand nombre d'embryons arrivés à l'état que représente la figure 10 (B) ; ils avaient pris déjà la forme en toupie et montraient nettement la dépression de leur région méristématique terminale ; de nombreux poils absorbants s'étaient différenciés, mais,

comme chez les Cattléyées, ils ne s'allongeaient que rarement et très peu. Je ne sais si les embryons auraient été capables de se développer davantage sans champignons ; assurément leur développement devenait très lent, quand des causes accidentelles m'ont empêché de poursuivre leur culture.

La pénétration du champignon se fait comme à l'ordinaire par le suspenseur, elle est aussitôt suivie d'une crise générale

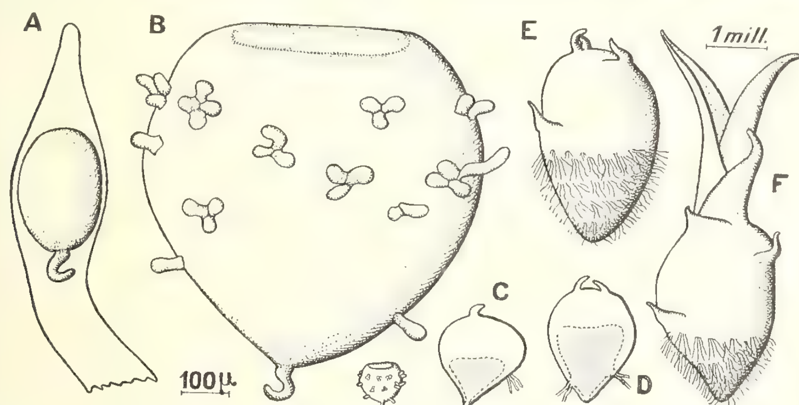


Fig. 10. — *Cymbidium.* — A, embryon à maturité, enfermé dans le tégument de la graine qui est figuré par son contour apparent. — B, embryon après quatre mois de culture sans champignons, même grossissement indiqué par l'échelle de 100 µ ; le même embryon est figuré au-dessous, au grossissement plus faible adopté pour toutes les figures suivantes et indiqué par l'échelle de 1 millimètre. — C, D, coupes dans de jeunes protocormes, la région infestée est ombrée. — E, F, aspect extérieur de plantules plus âgées.

de croissance dont l'allongement des poils est un des premiers signes. L'accroissement du jeune protocorme se fait en largeur aussi bien qu'en longueur et la forme en toupie s'exagère jusqu'au moment où apparaît le bourgeon terminal (fig. 10, C et D). En somme, ces premiers phénomènes du développement sont exactement comparables à ceux des Cattléyées.

Une tendance qui est nouvelle se manifeste seulement à partir du moment où le bourgeon terminal s'est bien différencié. Au lieu que ce bourgeon prenne un développement normal, tandis que le protocorme s'épaissirait au-dessous de lui, la tubérisation gagne la base du bourgeon même dont les premières feuilles fort réduites se trouvent écartées. Ainsi il se constitue un protocorme en forme de poire qui ne dérive pas seulement de l'axe hypocotylé, mais qui comprend aussi les premiers entre-

nœuds fortement épaissis de la tige primaire (fig. 10, E). Ce protocorme garde toujours très nettement sa symétrie primitive par rapport à un axe et en définitive le bourgeon qui le termine prend une apparence normale (fig. 10, F). Les rares plantules assez développées que j'ai pu obtenir ne sont pas arrivées à produire de racines. Je n'ai pas vu l'infestation s'étendre dans leur protocorme au-dessus de la première feuille, mais il est possible que cet arrêt assez précoce de la progression de l'endophyte, bientôt suivi de l'arrêt de développement de mes plantules, ait été dû à un défaut d'activité du mycélium dont je me servais. Quoi qu'il en soit, la tubérisation de la base du bourgeon terminal marque une tendance nouvelle dans l'évolution des *Cymbidium* par comparaison avec celle des Cattléyées. Cette tendance s'exagère, comme on va le voir, dans le cas de l'*Eulophidium maculatum*.

Il faut rappeler que les *Cymbidium* dépassent de beaucoup les Cattléyées par la complexité de leurs fleurs, dont les pollinies sont unies à la masse adhésive par un stylet détaché du gynostème, par la position latérale de leurs inflorescences et sans doute aussi par leur mode de végétation. Chez toutes les Cymbidiinées la végétation reste du type sympodial, mais il est bien connu pour diverses plantes de ce groupe, comme les *Cymbidium*, *Cyperorchis* ou *Grammatophyllum*, que les pousses aériennes peuvent s'accroître pendant plusieurs années successives et atteindre parfois une grande taille, qui est de deux ou trois mètres dans le cas du *Grammatophyllum speciosum*.

Pfitzer (**37**) voit là une tendance à la végétation monopodiale, réalisée sous une forme plus parfaite, chez les Sarcanthinées arborescentes, comme je le rappellerai bientôt. Au moins chez le *Cymbidium aloïfolium* que j'ai examiné à ce point de vue, la végétation sympodiale des tiges concorde avec des poussées successives de racines qui meurent tous les ans, et on n'y observe pas de racines persistantes, à croissance prolongée, comme c'est le cas pour les Sarcanthinées. Une étude des phénomènes du développement qui suivent la constitution du protocorme permettrait seule, à ce qu'il me semble, de décider si la comparaison entre les deux cas est valable, le point essentiel étant de savoir si le sympode chez les *Cymbidium*,

s'établit de bonne heure ou tardivement ; mais le peu que j'ai vu de la germination ne m'a pas permis d'élucider ce point.

§ 4. — *Eulophidium maculatum* (Pfitz.).

La germination de l'*Eulophidium maculatum* a été étudiée par Prillieux et Rivière [**38**]. Elle débute, comme chez les Cattléyées, par la formation d'un protocorme conique (fig. 11, A) portant des poils absorbants sur tout son pourtour, qui s'élargit précocément et prend la forme discoïde (fig. 11, B). Mais au lieu d'un bourgeon unique, il se forme à la partie antérieure du protocorme deux ou trois bourgeons qui peuvent se développer presque simultanément (1).

Le premier développement de chacun de ces bourgeons rappelle celui du bourgeon terminal chez *Cymbidium*, car leurs bases s'épaississent, mais cette phase de tubérisation va ici

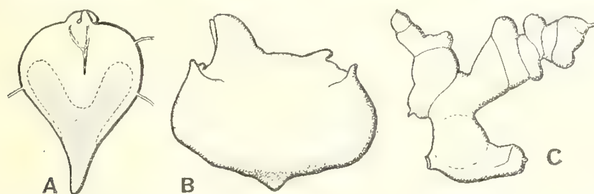


Fig. 11. — *Eulophidium maculatum*. — A, coupe longitudinale dans un jeune protocorme, la région infestée est ombrée. — B, aspect extérieur d'un protocorme plus âgé, montrant le développement de deux bourgeons. — C, jeune griffe coralloïde, dérivant d'un protocorme discoïde, dont le contour apparent approximatif est limité par un trait pointillé. D'après Prillieux et Rivière ; la figure A est simplifiée, la figure C réunit les indications de deux des figures originales.

beaucoup plus loin et chacun des bourgeons arrive à donner une sorte de tubercule ramifié, à feuilles rudimentaires, de l'aspect le plus étrange. La jeune plantule, avec son protocorme et les tubercules qu'il porte, prend ainsi l'apparence d'une griffe coralloïde (fig. 11, C) ; c'est seulement d'une façon tardive et assez irrégulière qu'un bourgeon de cette griffe forme une pousse feuillée normale, et que la végétation s'établit à la manière ordinaire suivant le mode sympodial.

(1) Malgré l'opinion de Prillieux et Rivière, il ne me paraît pas assuré que ces bourgeons soient tous adventifs et je serais porté à distinguer dans plusieurs de leurs figures un bourgeon terminal et des bourgeons de second ordre précocement écartés les uns des autres, comme dans le cas du *Cymbidium*, par suite de la tubérisation du protocorme.

Il y a donc ici une phase de développement juvénile plus prolongée encore que chez le *Cymbidium* étudié par moi. Il paraît très vraisemblable que cela doit correspondre à une prolongation dans la durée et l'étendue de l'infestation primaire. Les auteurs du mémoire que j'analyse ici ne signalent pas expressément l'existence de champignons dans les plantules, mais, dans plusieurs figures représentant en coupe de jeunes protocormes, ils distinguent les cellules infestées par leur contenu opaque. L'examen de ces figures révèle que le protocorme est de bonne heure largement infesté (fig. 11, A). Pour apprécier l'extension de l'infestation par la suite, le mémoire ne donne aucune indication utile. Il est probable que le champignon passe directement du protocorme dans les premières branches tubérisées et que la griffe coralloïde juvénile de l'*Eulophidium* est habitée par les champignons, comme l'est le rhizome adulte des *Corallorhiza* avec lequel elle a une incontestable ressemblance (1).

§ 5. — *Odontoglossum* (Planche II).

Mes tentatives pour obtenir la germination des *Odontoglossum* sont restées infructueuses jusqu'au jour où j'ai isolé l'espèce particulière de champignon (*Rhizoctonia lanuginosa*) qui convient à ce cas. Depuis ce temps j'ai réussi des germinations à deux reprises, en semant les graines dans des conditions identiques à celles qui conviennent pour les Cattléyées. Les deux sortes de graines qui m'ont servi, bien qu'elles fussent d'origines différentes (Appendice, note IV), se ressemblaient et ont germé de même.

Les embryons sont apparemment semblables à ceux des Cattléyées, bien que leur suspenseur soit plus réduit, mais ils ont des facultés de développement autonome beaucoup moindres. Dans les semis aseptiques, ils verdissent et se gonflent un peu, mais ils ne forment ni stomates ni poils et je n'y ai même noté aucun indice de multiplication cellulaire. C'est ce qu'on voit par les figures 1 et 2 (Pl. II), où sont représentés comparativement l'embryon d'une graine mûre, prise au sortir du fruit

(1) Pour le *Corallorhiza innata*, l'existence de champignons dans le rhizome est expressément signalée par Irmisch [**17**].

et celui d'une graine semée sans champignons depuis quatre mois. Il y a ici à peine une indication du phénomène correspondant à la formation des sphérules chez les Cattléyées.

Le développement de l'embryon commence bientôt après la pénétration du champignon par le suspenseur ; un de ses premiers signes est la croissance de la plupart des cellules qui doublent à peu près leur diamètre ; quelques cellules situées au pôle antérieur de l'embryon restent seules de petite taille, et forment en se multipliant un méristème terminal bien individualisé. La différenciation des poils absorbants et leur croissance se produisent aussi dès les premiers jours. Les poils sont groupés en touffes et chaque touffe se forme à partir d'un petit disque de cellules épidermiques précocement divisées par des cloisons tangentielles en cellules basilaires et cellules extérieures, allongées en poils (fig, 3, *p*, *p'*, Pl. II). La crise de croissance consécutive à l'infestation aboutit dans la suite, comme chez les Cattléyées, à la formation d'un protocorme d'abord conique, plus tard élargi en disque, portant un bourgeon unique et d'apparence normale au centre de sa face supérieure.

Il y a pourtant ici une particularité nouvelle et remarquable, c'est la dorsiventralité du protocorme, qui apparaît dès le début du développement et s'accentue par la suite (fig. 3, 7 et 8, Pl. II). L'embryon originairement couché sur le milieu de culture développe d'abord des poils absorbants à son contact, tandis que les premiers stomates apparaissent toujours du côté exposé à la lumière. De plus, la croissance étant plus grande sur la face ventrale du jeune protocorme que sur sa face dorsale, le méristème terminal est de bonne heure dévié de sa position axiale (fig. 3, 7, Pl. II).

La dorsiventralité qui s'indique ainsi très précocement est plus ou moins nette suivant les plantules, mais toujours reconnaissable. Il est possible qu'elle soit dans une certaine mesure facultative et dépende soit du degré de virulence des champignons, soit de l'intensité ou de la direction des rayons lumineux, mais je n'en ai pas de preuves. Toujours est-il que chez les Cattléyées cultivées de la même façon cette dorsiventralité ne se constate pas : les protocormes portent aussi souvent des poils dressés en l'air que des poils appliqués sur le milieu de culture et il n'y a pas non

plus d'inégalités notables dans la répartition des stomates (1). Il s'agit donc bien là pour les *Odontoglossum* d'un caractère nouveau, qui marque une tendance d'évolution particulière, bien distincte de celle des *Cymbidium* et *Eulophidium* ; on la retrouvera tout à l'heure, mieux marquée, chez les Sarcanthinées.

Bien que dans la suite du développement la dorsiventralité primitive tende à s'effacer, les protocormes complètement développés d'*Odontoglossum* gardent manifestement un plan de symétrie qui est aussi celui de la tige feuillée primaire. On sait que les pseudobulbes situés à la base des tiges chez les plantes adultes sont toujours de même plus ou moins comprimés; le protocorme leur est donc comparable par son type de symétrie aussi bien que par sa tubérisation.

Pendant que le protocorme se développe, le champignon endophyte s'y étend peu à peu, sans dépasser jamais la limite marquée à chaque moment par les cellules encore en voie de croissance. Les plages superficielles où des groupes de poils se différencient semblent attirer le champignon; il atteint de bonne heure les cellules situées au-dessous des poils, pénètre souvent dans les poils eux-mêmes et de là peut sortir au dehors. Partout ailleurs les cellules épidermiques restent indemnes et l'endophyte n'occupe qu'une assez grande épaisseur de tissus sous-épidermiques. La région infestée s'étend relativement peu du côté dorsal et elle a dans l'ensemble la symétrie du protocorme même (fig. 8, Pl. II).

Un fait notable lorsqu'on compare les *Odontoglossum* aux Cattléyées est la longue durée et la large extension de l'infestation primaire. Comme le montre la figure 9 (Pl. II), le champignon après avoir en grande partie envahi le protocorme, finit par atteindre la base de la tige primaire. Quand les premières racines sortent de la base de cette tige ou des flancs du protocorme, les champignons qui avaient dès l'abord envahi le corps de l'embryon y vivent encore; il n'y a donc au début de la vie aucune période d'autonomie, puisque l'infestation des racines se fait avant que la plantule ait complètement détruit par

(1) D'après les observations de Prillieux [40], les *Miltonia*, très prochement apparentés aux *Odontoglossum* germent comme eux en formant un protocorme dorsiventral au début.

phagocytose les champignons hébergés dans son protocorme.

A l'état adulte, les *Odontoglossum* ont un mode de végétation sympodial et des poussées successives de racines. Mais si j'en juge par ce que j'ai vu pour l'*Odontoglossum grande*, ces racines ont une longue durée et il est possible, alors que de jeunes racines viennent de sortir et se sont infestées, de trouver encore dans celles de l'année précédente des pelotons de champignons vivants qu'on peut en extraire pour les cultiver. Si ce fait est général, il n'y a pas, pour les *Odontoglossum*, de période d'autonomie complète à l'état adulte, mais seulement des périodes où l'extension des champignons dans le corps de la plante est plus ou moins grande et où ils peuvent exercer sur elle une action plus ou moins intense.

Quoi qu'il en soit, au moins par la large étendue de l'infestation primaire, les *Odontoglossum* se montrent plus hautement adaptés à la symbiose que les Cattléyées. Ils sont aussi à tous points de vue plus hautement évolués ; la position latérale des inflorescences, l'existence d'un stylet sont, entre autres, des caractères qui en témoigent.

§ 6. — L'évolution des Sarcanthinées.

Deux raisons d'ordre différent, mais qui sans doute ne sont pas sans rapports, m'ont amené à tenter des semis de *Phalænopsis* et de *Vanda*. D'une part, ces Orchidées sont parmi celles dont la reproduction par graines passe auprès des horticulteurs pour la plus malaisée ; d'autre part, ces deux genres voisins appartiennent au groupe des Sarcanthinées que Pfitzer considère « comme atteignant le plus haut degré d'évolution parmi les Orchidées et représentant l'autre bout de la série dont les Apostasiées sont le premier terme » [**37**]. On ne retrouve plus en effet chez ces plantes aucun des caractères primitifs que j'ai signalés chez le *Bletilla* et non seulement, comme on va le voir, leur protocorme est hautement différencié, mais encore leur mode de végétation à l'état adulte a subi une transformation profonde, dont je m'efforcerai de montrer tout l'intérêt à la fin de ce paragraphe.

Les difficultés bien connues de la germination tiennent assu-

rément pour une part au fait que les *Phalænopsis* et *Vanda* vivent en symbiose avec une espèce particulière de champignons (*Rhizoctonia mucoroïdes*) qu'il est fort difficile de conserver à un état de virulence convenable. J'ai possédé pendant quelque temps des cultures actives de ce champignon et elles m'ont permis de réussir dans des conditions excellentes la germination d'un *Phalænopsis* et d'obtenir avec plus d'irrégularité et de peine des plantules de *Vanda*. Les conditions de culture un peu particulières où j'ai dû me placer et qui sont rapportées dans la note IV de l'Appendice ont sans doute contribué dans une mesure plus restreinte au succès de ces expériences.

Quant au mode de germination, il est presque identique pour les deux genres et il me suffira de décrire en détail ce que j'ai observé pour les graines de *Phalænopsis* semées dans des tubes de culture sur du coton imbibé d'une solution nutritive.

Germination d'un *Phalænopsis* (Planche III).

L'embryon dans la graine mûre est ovoïde et indifférencié, il ne porte plus de suspenseur mais seulement, à son pôle inférieur, une strophiole qui en est le reste (fig. 1 et 2, Pl. III). Dans mes semis, avant l'introduction des champignons, ces embryons ont pu verdir et s'allonger, en quatre mois, jusqu'à plus du triple de leur longueur primitive. Ce premier développement n'est pas un simple gonflement de l'embryon par imbibition, il résulte aussi en partie d'une multiplication des cellules au sommet végétatif et s'accompagne de la production de stomates (fig. 3, Pl. III). Malgré ce début assez notable de développement autonome, il ne s'est jamais développé sur ces embryons de poils d'aucune sorte et ils ont toujours conservé une forme ovoïde et une parfaite symétrie par rapport à leur grand axe. Je n'ai vu aucune exception à ces règles pour quelques centaines d'embryons gardés quatre mois en culture pure et qui, au bout de ce temps, commençaient à brunir et ne paraissaient pas devoir se développer davantage.

L'introduction du champignon dans des semis faits depuis peu et où les graines ont simplement verdi, a des conséquences remarquables : d'une part, les embryons font en quelques

jours plus de progrès qu'ils n'en faisaient sans champignon en plusieurs mois, et d'autre part ils montrent dès l'abord des phénomènes de développement d'une allure toute différente.

Un des premiers symptômes de la crise rapide qui suit l'infestation est l'apparition de poils épidermiques tout autour du sommet végétatif (fig. 4, Pl. III). Ces poils, qui manquent tout à fait sur les plantules aseptiques, apparaissent chez les plantules infestées dès la première semaine après l'inoculation des tubes de culture. Ce sont des poils épidermiques courts, bientôt incurvés et cloisonnés en deux cellules dont l'une forme un pédicelle grêle et l'autre une tête renflée recourbée vers le sommet végétatif. Cette tête globuleuse est le plus souvent adhérente à l'épiderme par suite de la sécrétion d'une substance adhésive.

L'apparition précoce de semblables poils glanduleux est un premier fait remarquable de l'évolution des *Phalænopsis* ou *Vanda*. Chez les autres Orchidées dont j'ai vu la germination le sommet végétatif du protocorme est toujours parfaitement lisse au début et ce sont les jeunes feuilles qui assurent un peu plus tard sa protection. Cependant dans le bourgeon de la tige primaire de Cattléyées j'ai vu des poils glanduleux nés à la base des feuilles, comme il est représenté dans les figures 11 et 12 (Pl. IV). Des poils multicellulaires existent aussi au centre du bourgeon primaire d'un *Cypripedium* dont j'ai décrit ailleurs la germination sans signaler ce détail [**6**] (fig. 14, page 74). Mais dans l'un comme dans l'autre cas ces poils apparaissent seulement après que la plante a déjà produit deux ou trois feuilles. Chez les *Phalænopsis* l'apparition des feuilles est tardive et c'est par la formation très précoce de poils que la protection du sommet végétatif se trouve assurée de bonne heure.

De suite après l'infestation il se manifeste aussi un changement de mode dans l'activité du sommet végétatif : la partie antérieure de la plantule, qui restait effilée pendant la croissance aseptique (fig. 3, Pl. III), s'épaissit et devient sensiblement sphérique dès que la symbiose est réalisée (fig. 4 et 5, Pl. III). En même temps le protocorme s'incurve, sa partie antérieure globuleuse vient s'appliquer sur le milieu de culture et il prend dans l'ensemble la forme d'un cornichon. Dans son évolution

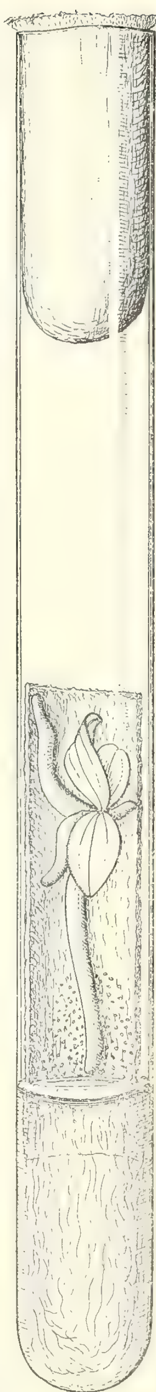


Fig. 12. — *Phalænopsis.* — Plantule de dix-huit mois, dans le tube de culture où elle a été obtenue. A la partie inférieure de la plaque de coton, on voit les petits sclérotes du *Rhizoctonia mucoroïdes* et, dans le liquide au-dessous, du mycélium. D'après nature, légèrement réduit.

ultérieure, non seulement il gardera un plan de symétrie, mais encore il montrera une dorsiventralité de plus en plus accentuée.

Un signe précoce de cette dorsiventralité est la localisation des poils absorbants, aisément distinguables des poils glanduleux, qui poussent isolés ou en groupes, mais seulement sur la face ventrale du protocorme où ils couvriront en définitive une plage bien limitée (fig. 9, 10 et 13, Pl. III). Dès le second mois, bien avant que les premières feuilles n'apparaissent, il se forme une crête sur la face dorsale convexe du protocorme, comme le montrent les figures 8 à 13 (Pl. III). A ce moment le protocorme est encore formé d'un tissu entièrement parenchymateux et on n'y voit aucune trace de faisceau procambial (fig. 5, Pl. III).

Avant de suivre l'évolution ultérieure des plantules, il convient de dire quelques mots sur la façon dont le champignon endophyte envahit le protocorme. La pénétration se fait comme dans tous les autres cas par le pôle inférieur de l'embryon, au voisinage de la strophiole qui marque la place du suspenseur. L'invasion est au début particulièrement rapide. Les minuscules embryons verts et translucides que le champignon atteint sont en quelques jours envahis complètement, à l'exception de l'épiderme et du petit groupe terminal de cellules méristématiques ; ils deviennent grisâtres et on les croirait perdus au moment où leur vitalité va justement commencer à se manifester par un développement rapide. Je ne connais aucun cas où la crise qu'entraîne l'établissement de la symbiose s'accompagne de symptômes plus impressionnants. A partir du mo-

85e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. IX. Nos 2 et 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — Nos 2 et 3.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Avril 1909
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VIII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies, 30 vol.		(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes. . .	. . . .	330 fr.

ment où le méristème terminal a commencé à réagir, le champignon règle sa marche sur celle du développement, et je puis dire en un mot que les choses se passent alors comme chez les *Odontoglossum*, à ceci près que la zone infestée a une dissymétrie plus accusée : elle est bientôt localisée exclusivement à la face ventrale du protocorme (fig. 10, Pl. III).

Le bourgeon terminal ne se différencie pas avant la fin du troisième mois, il a le plan de symétrie du protocorme ; ses deux premières feuilles sont réduites ; avant que la troisième mieux développée se déploie, une première racine endogène s'est formée sur un flanc du protocorme à sa partie antérieure. Cette première racine se développe et s'infeste alors que le protocorme est encore en voie de croissance et contient des champignons vivants : elle se substitue à lui pour ainsi dire car, d'une part, il meurt bientôt après qu'elle s'est développée, d'autre part, elle a à peu près sa taille (fig. 11, Pl. III) et elle est comme lui verte à sa face dorsale et infestée ventralement. Les racines suivantes naissent de la base de la tige primaire, elles sont constituées de même; plus allongées et quelque peu aplaties (fig. 12). Par leur grosseur considérable, leur développement précoce et leur position elles contribuent à donner aux jeunes plantules un aspect fort singulier (fig. 12, Pl. III).

Les protocormes dorsiventraux et leur origine.

Le type de protocorme dont je viens de décrire l'évolution chez les *Phalænopsis* n'est pas particulier à ce genre. Chez un *Vanda* j'ai vu le développement se faire presque exactement de même ; les figures 1 et 2 de la planche IV montreront assez la ressemblance entre les deux cas. La crête dorsale des protocormes de *Vanda* est moins aiguë que celle des protocormes de *Phalænopsis* ; la région infestée prend dès le début une coloration orangée caractéristique.

Gœbel [**14**] a figuré l'aspect extérieur des jeunes plantules du *Tæniophyllum Zollingeri* et j'ai pu moi-même observer ces plantules singulières, grâce à l'obligeance du professeur Janse qui m'a communiqué des matériaux récoltés par lui à Java. Le protocorme est encore essentiellement du même type, mais sa

crête dorsale est beaucoup plus aiguë et sa base couverte de poils beaucoup moins large (fig. 13, D); les jeunes protocormes (fig. 13, A) sont tellement aplatis dans leur plan de symétrie, qu'on peut facilement les faire tenir dans une goutte d'eau, entre

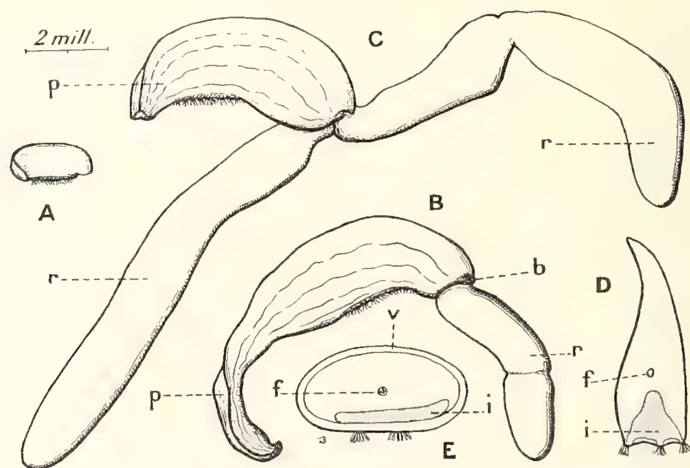


Fig. 13. — *Tæniophyllum Zollingeri.* — A, jeune protocorme. — B, jeune plantule dont le protocorme *p* a produit un bourgeon terminal *b* et la première racine *r*. — C, plantule plus âgée, montrant un fragment du protocorme *p*, dont la partie postérieure manque et deux racines *r*, *r*. — D, coupe transversale d'un jeune protocorme; *f*, faisceau; *i*, région infestée. — E, coupe transversale d'une racine; *f*, faisceau; *i*, région infestée; *v*, voile. L'échelle de 2 millimètres indique le grossissement des figures A, B et C; les figures D et E sont dessinées à un grossissement plus fort.

une lame et une lamelle, sans les écraser. Les protocormes s'allongent plus tard considérablement et en même temps il se contournent, tout en gardant leur face ventrale poilue appliquée contre le support. Gœbel a signalé les poils glanduleux protecteurs du sommet végétatif et je les ai revus. J'ai constaté de plus l'infestation régulière des jeunes protocormes que j'ai pu examiner. La zone infestée est, comme à l'ordinaire, localisée du côté ventral. Contrairement à ce qui se passe chez les *Phalænopsis* un petit faisceau procambial se différencie de très bonne heure (fig. 13, D).

Il y a chez le *Tæniophyllum Zollingeri* deux particularités très intéressantes : l'extrême réduction des feuilles et le grand développement des racines; la figure 13 met ces faits en évidence. Gœbel a considéré comme un rudiment de cotylédon la partie

saillante antérieure de la crête dorsale, mais cette interprétation me paraît inexacte ; ici en effet, comme chez les *Phalænopsis*, la première feuille, au lieu d'être opposée à ce prétendu cotylédon, se développe du même côté que lui par rapport au sommet végétatif. Comme chez les *Phalænopsis* et *Vanda*, cette première feuille est une simple écaille, mais les suivantes ne sont pas plus développées. Les racines au contraire prennent un grand développement, elles sont, comme on sait, aplaties, vertes à leur face supérieure et elles suppléent en somme les feuilles absentes.

Un mémoire de Raciborski [**42**] a donné quelques détails sur les jeunes plantules de divers *Phalænopsis*, *Vanda* et *Ærides* récoltées dans leurs stations naturelles. L'auteur n'a pas observé les débuts de la germination et il ne donne que peu de figures, fort schématiques. Sa description montre toutefois que les protocormes de *Phalænopsis* et *Vanda* dans la nature sont semblables à ceux que j'ai obtenus; leur infestation précoce par un champignon endophyte est expressément signalée, ainsi que l'existence des poils glanduleux qui protègent le sommet végétatif.

La plus intéressante des Orchidées, étudiée par Raciborski, l'*Ærides minimum*, est une plante naine dont les tiges adultes n'atteignent pas un centimètre ; le protocorme, souvent encore attaché à la base de ces tiges, paraît assez exactement comparable à celui du *Tæniophyllum Zollingeri* ; il a une longue période de croissance et peut en définitive atteindre jusqu'à 4 centimètres de longueur ; on peut donc dire qu'il est, de la plante entière, la partie la plus développée. D'après Fritz Muller [**30**], une autre Orchidée naine, du genre *Phymatidium*, qui vit sur les branches et parfois sur les feuilles des arbres, présente une constitution comparable et un protocorme du même type quoique moins allongé. On voit par ces deux cas l'importance que peut prendre la phase juvénile consacrée au développement du protocorme chez les Orchidées les plus différenciées. Une évolution considérable a été accomplie pour arriver là, en partant de cas comme celui du *Bletilla* où la phase juvénile peut n'avoir rien qui lui soit très particulier.

Il conviendrait de chercher ici l'origine de la forme si spéciale et si différenciée de protocorme que je viens d'étudier. Mais pour une part, cette question touche à celle de l'origine de la tribu des Sarcanthinées, à laquelle appartiennent la plupart des plantes citées dans ce paragraphe, et je n'ai pas les connaissances nécessaires pour discuter complètement cette question. Il me paraît cependant qu'il y a deux hypothèses possibles.

On peut, d'une part, penser que le protocorme dorsiventral des *Phalænopsis* dérive d'un protocorme comparable à celui des *Odontoglossum* où l'on rencontrait déjà une dorsiventralité manifeste En vérité, dans des cas comme celui du *Tæniophyllum Zollingeri*, rien ne rappelle plus l'élargissement discoïde du protocorme, assez bien marqué chez les *Odontoglossum* ; mais déjà dans le cas des *Phalænopsis* et des *Vanda* il y a bien un élargissement du protocorme consécutif à l'infestation, et d'autre part, chez le *Sarcanthus rostratus*, d'après les figures qu'en a données Beer [**2**], le protocorme est manifestement tubérisé et de forme générale globuleuse ; sa dorsiventralité ne peut être assurément que très peu marquée, les figures imparfaites auxquelles je fais allusion laissent même son existence douteuse. Il ne paraît pas y avoir en général d'affinités bien évidentes et bien étroites entre la tribu des Oncidiinées à laquelle appartiennent les *Odontoglossum* et celle des Sarcanthinées, mais du moins ces affinités, autant qu'on en juge par l'organographie florale, peuvent exister dans le cas spécial du *Phymatidium* puisque Pfitzer [**35**] rattache provisoirement ce genre aux Oncidiinées. Il est possible que, chez certaines Oncidiinées au moins, la dorsiventralité, à peine indiquée pour les *Odontoglossum*, se soit exagérée jusqu'au point de donner au protocorme les caractères extrêmes qui se voient communément chez les Sarcanthinées.

Pfitzer [**37**] est porté, d'autre part, à admettre que les Sarcanthinées sont un rameau très développé des Cymbidiinées. Si cela est, on pourrait voir dans le protocorme des *Cymbidium*, une forme ancestrale du protocorme des Sarcanthinées. Pour expliquer le passage de l'un à l'autre, on devrait admettre que les premières feuilles déjà très réduites des *Cymbidium* ont disparu tout à fait chez les Sarcanthinées ; il faudrait croire

alors que la dorsiventralité a pu être acquise dans plusieurs séries phylétiques distinctes, où il y aurait eu, à ce point de vue, une évolution parallèle.

Je n'ose pas absolument adopter l'une de ces manières de voir à l'exclusion de l'autre ; elles ne sont d'ailleurs ni l'une ni l'autre pleinement satisfaisantes. Quoi qu'il en soit, il paraît assuré que l'acquisition d'un protocorme dorsiventral marque chez les Orchidées épiphytes un terme final de l'évolution.

Symbiose continue et végétation monopodiale.

Les Sarcanthinées ne diffèrent pas seulement des Orchidées que j'ai étudiées jusqu'ici par la singulière conformation de leur protocorme, mais elles s'en séparent aussi par leur mode de végétation à l'état adulte et il y a là, à mon avis, un second symptôme important de leur haut degré d'adaptation à la symbiose. Je dirai donc en quelques mots, comment ce mode de végétation définitif s'établit et ce qui le caractérise.

Chez ces Orchidées hautement évoluées, non seulement les racines se forment de très bonne heure, mais de plus elles prennent en général une importance inaccoutumée et à l'état adulte le système radical atteint un degré de développement et de persistance qu'on ne constate pas chez d'autres Orchidées épiphytes. Ce caractère s'observe sous sa forme extrême la plus frappante chez les *Tæniophyllum* ou chez d'autres Sarcanthinées comme les *Polyrrhiza*, les *Chiloschista*, dont l'appareil végétatif adulte est réduit à une griffe de racines portées par une courte tige à feuilles rudimentaires. Mais même par exemple chez les grands *Vanda* qui présentent une apparence plus normale, la tige porte sans cesse de longues racines dont la croissance dure plusieurs années ; la chose est bien facile à constater pour les racines aériennes des *Vanda tricolor* ou *suavis* communément cultivés dans les serres, et elle est vraie aussi pour les racines enfoncées dans le compost des paniers où l'on cultive ces plantes. Autant que je sache, il existe ainsi chez les Sarcanthinées en général des racines remarquables par la longue durée de leur développement, par leur persistance et leur vitalité dans toutes les saisons.

Par ce caractère, qui est essentiel à mes yeux, les Sarcanthinées diffèrent de la plupart des Orchidées, chez lesquelles, comme je l'ai dit à plusieurs reprises, il y a des poussées successives bien distinctes de racines qui vivent en général moins d'un an. Or, au point de vue de la symbiose, le grand développement et la persistance des racines entraînent de notables conséquences.

D'une part, en effet, le tissu infesté chez les Sarcanthinées prend une importance considérable par rapport à l'ensemble des tissus sains de la plante. Chez un *Tæniophyllum*, c'est la griffe des racines infestées qui constitue presque à elle seule le corps du végétal, la courte tige et l'inflorescence, autant qu'on puisse supposer, sont les seules parties du corps qui soient indemnes. Chez les *Ærides* ou les *Phymatidium* nains, le protocorme et les racines infestées ont de même un développement important par rapport aux organes sains. Chez les *Phalænopsis* ou les *Vanda* de nos serres, l'ensemble des grosses racines charnues qui hébergent des champignons n'est pas encore hors de proportion par sa masse avec l'ensemble des tiges feuillues ou florifères qui sont indemnes. Il y a là assurément une prem ièr constatation capable de faire supposer que ces Orchidées ont à subir plus intensément que d'autres l'action de leurs commensaux.

D'autre part, il résulte de la croissance prolongée et de la persistance des racines que la plante héberge des champignons vivants pendant tout le cours de sa vie. L'état de symbiose devient pour elle une condition de vie continue au lieu de n'être, comme chez les Orchidées à poussées successives de racines fugaces, qu'une condition périodique. Il est pratiquement facile, par exemple, de trouver en toute saison des racines de *Vanda* abondamment infestées et d'en extraire des pelotons de mycélium capables de développement.

Cette continuité de l'infestation témoigne assurément d'une adaptation à la symbiose approchant de la perfection. Il faut remarquer cependant que si la plante subit continûment l'action de ses commensaux, ceux-ci, du moins, ne vivent pas encore sans discontinuité dans le corps de leur hôte. Chez les *Phalænopsis* ou les *Vanda*, d'après ce que j'ai vu, les pre-

mières racines ne s'infestent pas au contact des tissus du protocorme quand elles en sortent, mais sont seulement envahies par les champignons qu'elles rencontrent dans le compost et qui y ont vécu plus ou moins longtemps librement. Chez les *Tæniophyllum* même, bien que la zone infestée du protocorme s'étende presque jusqu'au bourgeon terminal, je n'ai pas vu qu'il y ait continuité entre elle et la région infestée des premières racines. Sans doute chez ces plantes, comme chez les *Vanda*, où j'ai vérifié le fait, la tige adulte reste indemne de champignons et chacune des racines qu'elle produit doit s'infester au contact du substratum d'une manière indépendante. A ce point de vue donc, malgré le progrès qu'elles présentent par rapport aux autres Orchidées épiphytes, les Sarcanthinées réalisent une adaptation à la symbiose continue moins parfaite que celle dont certaines Orchidées terrestres, comme le *Neottia Nidus-avis*, donneront tout à l'heure un exemple.

La continuité de l'état de symbiose s'accompagne chez les Sarcanthinées d'un mode de végétation exceptionnel chez les Orchidées, mais manifestement secondaire et non primitif puisqu'on le rencontre chez les plantes les plus évoluées de la famille. Au lieu qu'il pousse des tiges aériennes successives, enchaînées en sympode par l'intermédiaire de portions de rhizomes, il y a ici une tige unique à croissance indéfinie, qui naît du premier bourgeon différencié sur le protocorme et qui produit seulement des inflorescences latérales. La végétation est, comme on dit, devenue « monopodiale ».

Cette végétation monopodiale, bien qu'elle soit toujours essentiellement du même type, peut cependant présenter des modalités diverses. Tantôt, comme chez les *Phalænopsis* ou les *Tæniophyllum*, elle aboutit à la constitution d'une tige courte et bulbeuse, dans d'autres cas il se forme une tige rampante, mais chez quelques Sarcanthinées au moins la tige dressée s'accroît assez considérablement, devient ligneuse, et la plante prend ainsi un aspect presque arborescent. Les *Vanda suavis* et *tricolor*, dont on voit souvent dans les serres des exemplaires assez vigoureux, donnent une idée de ce mode de végétation, mais il s'observe sous une forme plus typique chez de rares espèces comme l'*Angræcum eburneum* ou le *Vandopsis lisso-*

chiloides (Pfitz). D'après le Manual de Veitch [53], cette dernière Orchidée peut produire des tiges ligneuses robustes de trois à quatre mètres de haut. Dans les îles Philippines, où elle vit à l'état spontané, on la rencontre tout près de la mer, attachée par ses solides racines à des rochers exposés au plein vent. Elle atteint, en somme, un état arborescent qui est comparable à celui de plus d'un palmier.

La substitution d'une végétation monopodiale, par développement continu d'un même bourgeon, à une végétation sympodiale par développement périodique de bourgeons successifs est un des plus intéressants épisodes de l'histoire des Orchidées. Dans la seconde partie de ce chapitre, je donnerai les raisons qui me portent à croire que cet événement a été dû aux progrès de la symbiose et s'est réalisé justement quand l'état de symbiose continue s'est substitué à l'état de symbiose périodique.

La tendance à la végétation arborescente, que manifestent certaines Sarcanthinées chez lesquelles ce mode de végétation monopodial s'est institué, est un fait des plus suggestifs, dont l'existence me porte à croire qu'on pourra un jour découvrir un lien entre les progrès de l'évolution en symbiose et l'apparition des plantes arborescentes. Mais assurément l'étude des Orchidées ne peut fournir que des documents imparfaits pour la solution de ce problème général, et ce que j'en déduis ici n'est qu'à titre de suggestion.

DEUXIÈME PARTIE

LES MODES DE DÉVELOPPEMENT CHEZ LES ORCHIDÉES TERRESTRES.

Les Orchidées terrestres se rattachent pour la plupart, comme je l'ai dit au début de ce chapitre, aux trois séries bien distinctes des Orchidées diandres, des Ophrydées et des Néottiées. Avant d'examiner les modes de germination dans chacune de ces séries, il convient d'indiquer brièvement les limites que notre ignorance actuelle impose à cette étude.

Parmi les Orchidées diandres, la germination des Apostasiées serait des plus intéressantes à connaître, puisque ces Orchidées passent à bon droit pour les plus voisines de la souche commune à toute la famille. Les graines d'*Apostasia Wallichii*, que j'ai

trouvées dans un fruit d'une plante conservée en herbier, ont déjà tout à fait le type orchidéen, mais leurs embryons atteignent ou dépassent la taille de ceux du *Bletilla hyacinthina*, qui est, comme j'ai dit, une taille exceptionnelle. Ces embryons m'ont cependant paru tout à fait indifférenciés. On ne sait malheureusement rien de leur germination. On connaît au contraire la germination de quelques Cypripédiées, et comme ces plantes forment un groupe très homogène, il n'y a guère à espérer que l'étude d'un plus grand nombre de cas soit beaucoup plus instructive.

L'ensemble des Ophrydées est aussi assez homogène. Les phénomènes de la germination sont fort analogues chez les espèces où on les connaît et on peut ainsi estimer avoir une idée suffisante de ce que doit être le premier développement dans tout le groupe.

La série des Néottiées est beaucoup plus variée, et cela rend plus regrettables les lacunes de nos connaissances à leur sujet. Les Thélémytrées et Diuridées australiennes que Pfitzer place à la base de tout ce groupe sont sans doute les plus simples de toutes les Orchidées monandres, et l'on pourrait espérer trouver parmi elles des modes de germination plus primitifs encore que ceux du *Bletilla*. D'autre part, il y aurait un intérêt tout particulier à connaître la première évolution des Néottiées lianoïdes comme les Vanilles et les *Galeola*. Si je ne me trompe, notre ignorance est complète sur l'un comme sur l'autre de ces deux points. Les faits les plus intéressants qu'on possède sur la germination des Néottiées sont relatifs à l'évolution de deux types très spécialisés de saprophytes, l'*Epipogon aphyllus* et le *Neottia Nidus-avis*; mais grâce surtout aux observations d'Irmisch sur les *Epipactis* et les *Listera*, on peut acquérir une idée de l'évolution qui a conduit au mode remarquable de végétation réalisé par la seconde de ces espèces.

Dans l'ensemble, ces connaissances incomplètes ont comme intérêt essentiel de révéler un parallélisme étroit entre les modes d'évolution des Orchidées terrestres et ceux des Orchidées épiphytes. C'est ce que je me propose surtout de faire remarquer, en essayant d'exposer un sujet sur lequel j'ai l'appoint de quelques observations personnelles.

§ 7. — Cypripédiées.

Les Orchidées communément désignées sous le nom de *Cypripedium*, réparties par Pfitzer [36] dans quatre genres, ont un mode de végétation très uniforme : ce sont toutes des plantes à rhizome constitué suivant le mode sympodial. Leurs graines ont le type général de celles des Orchidées ; les embryons indifférenciés qu'elles renferment sont toujours notablement plus petits que ceux des *Apostasia*.

J'ai semé à plusieurs reprises des graines d'hybrides variés des *Paphiopedilum*, communément cultivés en serre, et j'ai étudié ailleurs [6] les conditions et les modes de la germination dans un cas concordant avec tous ceux que j'ai vus depuis. Les embryons ne semblent capables d'aucun développement autonome. Avec des cultures actives de *Rhizoctonia repens*, on peut au contraire obtenir leur germination. Le protocorme est conique, symétrique par rapport à un axe, largement infesté et couvert de poils absorbants ; il verdit à sa partie supérieure après les premières semaines et produit ensuite un bourgeon terminal unique (fig. 14). En un mot, il est assez exactement comparable au protocorme que le *Bletilla hyacinthina* peut produire quand on le cultive avec des races suffisamment actives de *Rhizoctonia repens*. La différence essentielle est que la formation de ce protocorme chez les *Paphiopedilum* est assurément constante et non facultative.

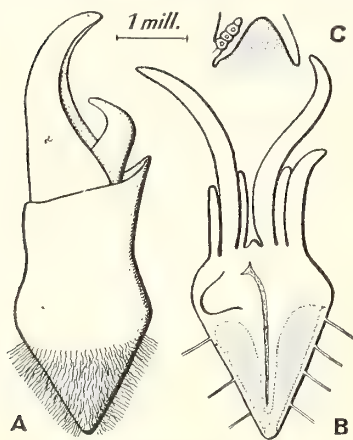


Fig. 14. — *Paphiopedilum*. — A, aspect extérieur d'une plantule de trois mois. — B, coupe longitudinale dans une plantule semblable, montrant le début de la première racine endogène et la région infestée du protocorme, qui est ombrée. — C, sommet végétatif avec un poil protecteur pluricellulaire. L'échelle de 1 millimètre indique le grossissement des figures A et B.

Irmisch [17] a observé la germination du *Cypripedilum Calceolus* dans la nature ; elle ne diffère pas profondément de celle

des *Paphiopedilum*. Le protocorme est dépourvu de poils et, à cause du recourbement de sa pointe, il montre une très légère tendance à la dissymétrie. Il est cependant souvent vertical dans le sol et la tige primaire continue alors la direction de son grand axe. La végétation en sympode s'établit dès la fin de la première année, un bourgeon placé à l'aisselle d'une des feuilles inférieures de la tige primaire commençant alors à se développer en une seconde pousse feuillue.

§ 8. — **Ophrydées.**

L'origine du groupe des Ophrydées est incertaine, mais ce sont assurément des plantes assez hautement évoluées. On peut en juger par la complexité bien connue des conformations florales qui assurent chez elles la fécondation par les insectes. La végétation des Ophrydées adultes est du type sympodial, avec ceci de spécial que chaque bourgeon du sympode, avant de se développer, produit latéralement un bulbe formé par la concrescence de racines charnues. J'ai étudié ailleurs [**4**] ce type de végétation pour montrer qu'il correspond à une symbiose périodique, les périodes d'infestation étant celles pendant lesquelles se forment les bulbes, et les périodes d'autonomie celles où se différencient les pousses feuillues ou florifères.

Je n'ai pas réussi à isoler le champignon commensal des Ophrydées, ni observé la germination de ces plantes dans des conditions expérimentales précises. J'ai cependant semé les graines de plusieurs *Orchis*, sans champignons, sur du coton imbibé de solutions nutritives diluées et je n'ai constaté dans ces conditions aucun développement des embryons indifférenciés. La germination dans les conditions naturelles a été observée par Fabre pour l'*Ophrys apifera* [**11**], par Irmisch pour l'*Orchis militaris* [**17**], et par moi-même pour le *Platanthera montana* [**4**]. Elle se fait dans ces trois cas grâce à une infestation précoce des embryons par leurs champignons endophytes [**4**].

Par deux caractères au moins le premier développement de ces Ophrydées se montre d'un type plus hautement évolué que celui des Cypripédiées ; il est plutôt à mettre en parallèle avec le développement des *Cymbidium* qu'avec celui du *Bletilla*.

Un premier fait à noter est la tubérisation précoce du protocorme, qui s'élargit à sa partie antérieure de façon à prendre une forme renflée comparable à celles qu'ont communément

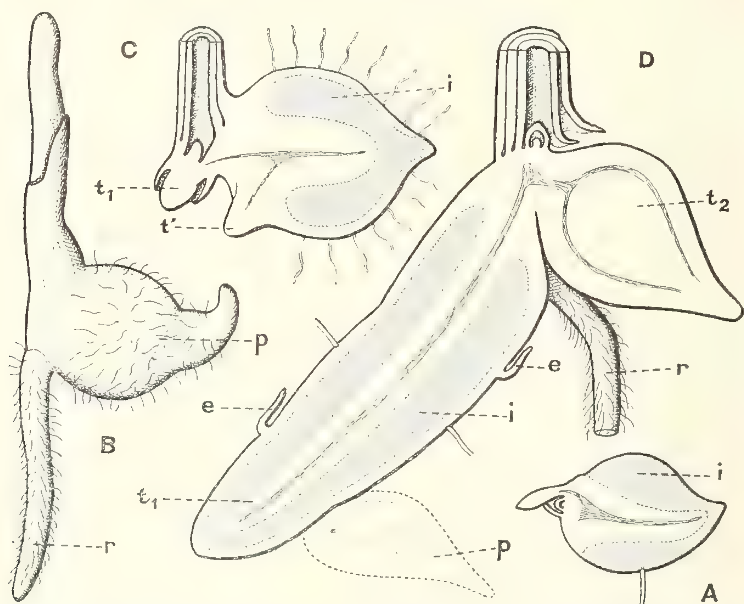


Fig. 15. — Germination des Ophrydées. — A, coupe dans un jeune protocorme d'*Orchis militaris*; *i*, région infestée. — B, jeune plantule de la même espèce; *p*, protocorme; *r*, racine. — C, coupe dans la base d'une jeune plantule d'*Ophrys apifera*; *i*, région infestée du protocorme; t_1, premier bulbe; *t'*, jeune racine. — D, diagramme montrant la constitution d'une plantule de *Platanthera montana* vers la fin de sa deuxième année; *p*, position qu'occupait le protocorme disparu; t_1, premier bulbe; *e*, *e*, écailles de la tige primaire née de ce bulbe; t_2, deuxième bulbe inséré latéralement sur le bourgeon terminal; *i*, région infestée; *r*, racine. — A et B, d'après Irmisch. — C, d'après Fabre, modifié. — D, original.

les bulbes d'Ophrydées adultes. Cette tubérisation ne va pas jusqu'à l'acquisition d'une forme discoïde, mais elle atteint bien le degré que j'ai constaté chez un *Cymbidium*. Le protocorme tubérisé de l'*Ophrys aranifera* est parfaitement symétrique par rapport à un axe, d'après les figures de Fabre, il est cependant couché horizontalement dans le sol et la tige primaire qu'il porte doit se recourber à angle droit avec l'axe du protocorme pour se dresser verticalement (fig. 15, C). Chez l'*Orchis militaris* et à un moindre degré chez le *Platanthera montana*, il existe communément un recourbement de la pointe du protocorme qui doit lui faire attribuer plutôt un plan qu'un axe de

symétrie (fig. 15, A, B). La symétrie bilatérale est en tout cas peu accentuée et moins nette assurément que chez les *Odontoglossum*.

Une seconde particularité intéressante du développement des Ophrydées, dans tous les cas connus, est l'établissement tardif du mode de végétation sympodial. A la fin de la première année le bourgeon terminal du protocorme produit latéralement un premier bulbe (fig. 15, C) et, plus tard, il s'isole avec lui. Dans la seconde année ce bourgeon donne d'abord un court rhizome épaissi, à feuilles rudimentaires et ensuite il produit latéralement un second bulbe (fig. 15, D). C'est seulement dans la troisième année que le sympode s'établira par développement d'un bourgeon latéral de la pousse feuillue portée par ce second bulbe. D'une part donc, il y a ici développement prolongé du premier bourgeon et deux premières années de végétation monopodiale. D'autre part, la tige primaire qui se développe dans la seconde année (fig. 15, D) est tubérisée à sa base comme le protocorme. Cela rappelle d'assez près ce qui se produisait chez les *Cymbidium*, à la complication près qu'entraîne la substitution du premier bulbe au protocorme.

Ce développement monopodial prolongé d'un axe primaire tubérisé correspond manifestement à un assez haut degré d'adaptation à la symbiose. Non seulement, en effet, le protocorme et les racines normales insérées sur lui ou sur le rhizome hébergent le champignon endophyte, mais encore le premier bulbe quand il est complètement accru peut s'infester au contact du sol, et en tout cas il en est ainsi pour le rhizome inséré sur ce bulbe (1).

(1) Ni Fabre ni Irmisch ne signalent expressément des champignons dans es plantules, mais ils décrivent l'aspect et la répartition des cellules infestées avec une précision qui ne laisse pas place au doute. Les protocormes sont toujours infestés de la même manière ; j'ai cru pouvoir compléter un dessin de Fabre (fig. 15, C) en indiquant approximativement les limites de la région infestée qu'il décrit d'une façon précise. Le premier tubercule n'est jamais habité par les champignons pendant qu'il se forme ; chez l'*Orchis militaris*, d'après Irmisch, il reste encore uniquement formé de parenchyme amylacé, après son isolement, quand il commence à se développer en un rhizome qui, lui du moins, s'infeste. Au contraire, chez l'*Ophrys apifera*, d'après la description de Fabre, le premier tubercule s'infeste comme le court rhizome qui lui fait suite. Chez le *Platanthera montana*, on trouve aussi chez de jeunes plantules le tubercule et le rhizome infestés sans discontinué, comme je l'ai figuré dans le diagramme D de la figure 15 qui résume mes observations. Cependant il arrive aussi que de petits tubercules, détachés de la base de plantes adultes,

La symbiose est ainsi réalisée d'une façon plus continue et plus parfaite pendant le premier développement des Ophrydées que dans la suite de leur vie.

§ 9. — Épipogon aphyllus.

On connaît, grâce aux observations d'Irmisch [**17**], le très intéressant mode de développement de l'*Epipogon aphyllus*. Le protocorme de cette Orchidée a la forme d'une corne recourbée à sa pointe ; c'est manifestement par rapport à un plan et non

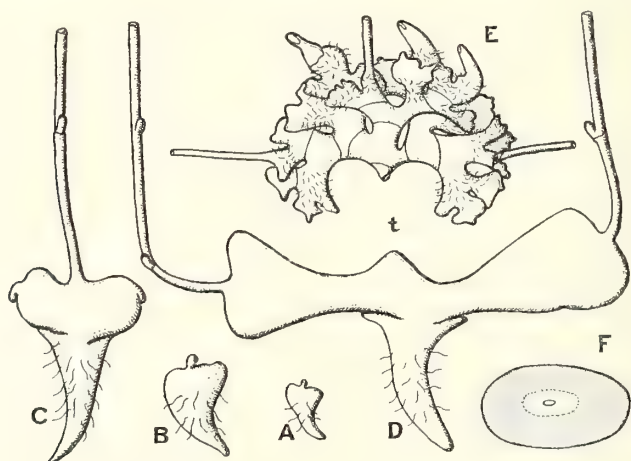


Fig. 16. — *Epipogon aphyllus*. — A et B, jeunes protocormes. — C, jeune plantule, montrant le développement de deux bourgeons latéraux en branches tubérisées. — D, plantule plus avancée chez laquelle la tige primaire, *t*, ne s'est pas développée. — E, jeune rhizome coralloïde. — F, coupe transversale dans une branche du rhizome, montrant la région infestée qui a été ombrée. D'après Irmisch.

par rapport à un axe qu'il est symétrique. Le bourgeon terminal de ce protocorme peut rester rudimentaire ou se développer en un stolon grêle, mais en tout cas, des bourgeons latéraux situés à sa base se développent précocement en branches tubérisées, aplaties dans le plan de symétrie, qui se ramifient abondamment, de manière à former la griffe coralloïde dont l'apparence remarquable est bien connue (fig. 16).

sinon de leur protocorme, produisent un rhizome infesté tout en restant indemnes [**4**]. Il est donc possible que les modes d'infestation comme les modes de végétation soient légèrement variables dans des espèces voisines ou dans une même espèce d'Ophrydées.

Il y a là évidemment un processus de développement comparable à celui dont l'*Eulophidium maculatum* a donné un exemple. Mais tandis que chez l'*Eulophidium* la griffe coralloïde née du protocorme n'était qu'une forme juvénile à laquelle succédait en définitive une forme adulte d'apparence plus ordinaire, chez l'*Epipogon* au contraire le mode de développement coralloïde se prolonge pendant presque toute la vie. Il ne se forme jamais de racines et on voit seulement réapparaître une conformation voisine de la normale dans les stolons grêles, qui servent sans doute à marcotter la plante, ou dans les inflorescences.

La description d'Irmisch est assez explicite pour qu'on puisse en conclure que la griffe coralloïde est tout entière largement infestée comme le protocorme même, à l'exception des régions méristématiques. Il est donc entièrement vraisemblable que l'apparence singulière de cette Orchidée holosaprophyte, autant que celle non moins étrange du *Neottia Nidus-avis*, est simplement la conséquence d'une adaptation à la symbiose continue.

§ 10. — **Neottia Nidus-avis.**

Après Irmisch [**17**], Prillieux [**39**] et Drude [**10**], j'ai contribué à faire connaître le mode de développement du *Neottia Nidus-avis*; une étude critique de ce sujet a été publiée dans ma thèse de doctorat [**4**]. Actuellement, il m'importe surtout de montrer l'étroite ressemblance qui existe entre le *Neottia* et les Sarcanthinées.

Le protocorme est de forme générale conique, mais toujours nettement recourbé à sa pointe ; il a donc un plan de symétrie comme le protocorme des Sarcanthinées ; il lui ressemble aussi par sa forme générale, à ceci près toutefois qu'il n'a pas de poils, pas de crête dorsale, et pas de chlorophylle. En même temps que le bourgeon terminal se différencie, il apparaît latéralement à la partie antérieure du protocorme des mamelons qui se développent en racines (fig. 17, B). Le bourgeon terminal se développe ensuite en un rhizome horizontal, un peu plus épais que le protocorme, riche comme lui en amidon,

portant à ses nœuds des feuilles rudimentaires et sur chaque entre-nœud un assez grand nombre de racines serrées les unes contre les autres. Chez les plantes les plus vigoureuses ces racines s'enchevêtrent et elles forment dans l'ensemble une griffe compacte ayant parfois la forme en « nid d'oiseau » que suggère le nom de l'espèce. En définitive, il peut arriver que le bourgeon terminal du rhizome se développe en tige florifère (fig. 17, C) ou qu'il avorte, des bourgeons situés peu en arrière de lui donnant alors des inflorescences latérales [4]. Très communément la plante meurt après avoir fleuri et sa multiplication est assurée par les bourgeons adventifs qui se forment à la pointe de ses racines.

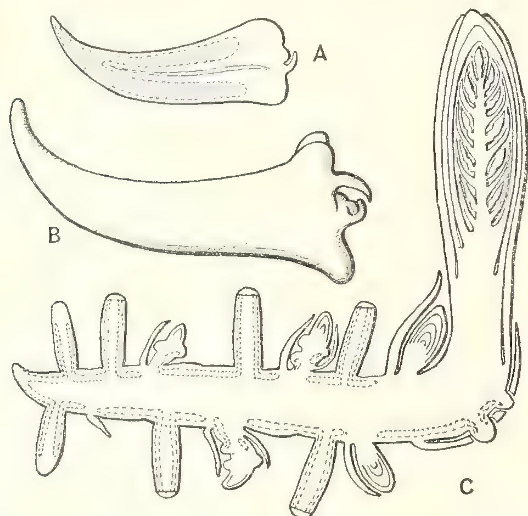


Fig. 17. — *Neottia Nidus-avis.* — A, coupe dans un jeune protocorme, montrant la région infestée ombrée. — B, apparence extérieure d'un protocorme plus développé, avec trois jeunes racines insérées latéralement à sa partie antérieure. — C, coupe diagrammatique d'ensemble dans une plante prête à fleurir ; les régions infestées sont ombrées.

La végétation est donc monopodiale, soit au sens le plus strict du terme quand l'inflorescence est terminale, soit d'une manière exactement comparable à celle des Sarcanthinées quand les inflorescences se développent latéralement ; elle reste d'ailleurs fort lente : d'après mon estimation, il peut falloir jusqu'à dix ans pour qu'une plante issue de graine arrive à sa floraison.

Si l'on songe à la lenteur et au mode de ce développement, à la forme du protocorme, au développement précoce et abondant des racines, à la réduction des feuilles, on ne pourra manquer d'être vivement frappé par l'étroite ressemblance qu'il y a entre un *Neottia* et un *Tæniophyllum*.

Dans un cas comme dans l'autre la symbiose est d'ailleurs continue, mais chez le *Neottia* cette continuité est assurée d'une manière plus complète encore que chez les Sarcanthinées, et elle atteint, je crois, le plus haut degré de perfection qu'on puisse imaginer.

En effet, non seulement le protocorme est largement infesté dès la germination de la graine (fig. 17, A), mais encore cette infestation, progressant de proche en proche dans le corps de la plante, gagne le rhizome et à partir de lui les racines successives dont la contamination commence par la base (fig. 17, C). La zone à champignons est ainsi parfaitement continue dans tout le corps, depuis la pointe du protocorme jusqu'à la base de l'inflorescence ; selon toute évidence, tout le mycélium hébergé par un *Neottia* a pour origine unique le filament qui a primitivement pénétré l'embryon de sa graine.

Il y a plus, car dans ce cas remarquable la continuité de l'infestation peut être assurée même entre une génération et une autre. Il arrive en effet, comme je l'ai observé [4], que les hampes florales n'aient pas la force de percer les couches d'humus qui les couvrent ; elles semblent alors n'avoir qu'une faible turgescence, et, molles comme des tiges fanées, elles s'enroulent irrégulièrement dans le sol, parfois même au-dessous des griffes qui les produisent. Cependant la floraison, la fécondation des fleurs et la maturation des fruits s'accomplissent d'une manière normale ; des champignons, qui proviennent selon toute apparence du rhizome de la plante, se propagent par la cavité centrale de sa tige jusqu'aux fruits souterrains où les graines s'infestent et germent en grand nombre au milieu d'un lacis de filaments mycéliens. Il est exact de dire que dans ces conditions l'association formée par le champignon et la plante a pris plus d'autonomie que n'en ont chacun des deux commensaux considérés isolément.

Pour trouver dans les cas connus un exemple de symbiose aussi parfaite, il faudrait remonter jusqu'à celui de Lichens comme les *Endocarpon* chez lesquels les ascospores entraînent en se disséminant des gonidies du thalle sur lequel elles se sont produites. Mais sans doute ce ne sont pas là des exemples uniques et il est vraisemblable qu'on pourrait rencontrer des adap-

tations à la symbiose d'un type comparable soit chez les Lycopodes comme je l'ai suggéré [**4**], soit chez les *Monotropa* ou d'autres plantes de l'humus.

§ 11. — Origine de la végétation monopodiale chez les Néottiées.

Plusieurs raisons portent à croire que le type de végétation monopodial du *Neottia Nidus-avis* s'est réalisé à partir du type sympodial ordinaire des Orchidées à rhizome.

D'une part, il arrive, assez rarement, chez le *Neottia* même, qu'après le développement d'une inflorescence terminale une seconde inflorescence enchaînée en sympode à la première se forme l'année suivante [**39,4**]. Cela rappelle un peu la manière d'être habituelle d'une espèce très voisine, le *Listera ovata* où cependant le sympode s'établit toujours et beaucoup plus précocement.

D'autre part, Irmisch [**17**] a observé, dans le seul genre *Epipactis*, chez des espèces voisines, soit la végétation sympodiale typique du *Listera*, soit un établissement tardif du sympode comparable à celui que montre exceptionnellement le *Neottia*. Dans ce cas du moins, que je veux rappeler, la proche parenté des deux types de développement devient indiscutable.

Les observations d'Irmisch ont porté sur l'*Epipactis rubiginosa* et sur l'*Epipactis microphylla*, qu'il faut sans doute considérer comme des espèces distinctes, bien qu'on ait pu souvent en faire de simples variétés de l'*Epipactis latifolia*.

La première de ces espèces végète comme le *Listera ovata*. Elle a un protocorme recourbé plus fortement encore à sa pointe que celui du *Neottia*, mais d'ailleurs du même type. Le bourgeon terminal de ce protocorme produit une première pousse feuillue stérile, à laquelle s'enchaîne l'année suivante une pousse latérale, dont la base horizontale forme le premier article d'un rhizome sympodique qui se continuera d'année en année, par un procédé comparable, jusqu'à l'apparition des hampes florifères. C'est le mode de végétation ordinaire des Orchidées à rhizome.

Il y a cependant ceci de remarquable que les racines

longues et assez grêles produites par le protocorme d'abord et par le rhizome ensuite persistent durant plusieurs années successives. Cela ne doit pas nécessairement signifier que la symbiose est continue, car il se peut que l'infestation des racines se réalise seulement pour une saison, et que les champignons y soient détruits ensuite, les jeunes racines de chaque poussée annuelle permettant seules l'entrée du champignon pendant leur période de croissance (1). Mais, quoi qu'il en soit, cette persistance des racines chez les *Epipactis* et *Listera* est un fait suggestif, rare chez les Orchidées à végétation sympodiale et qui peut éventuellement permettre l'établissement d'une symbiose plus parfaite.

La description même d'Irmisch suggère que l'éventualité favorable à l'apparition d'un mode plus évolué de symbiose s'est produite pour les *Epipactis microphylla* dont il a fait l'étude. Ceux-ci vivaient dans l'humus et se distinguaient dès le premier abord des autres espèces du genre par le diamètre exceptionnel de leurs racines charnues, où l'on voyait, même dans les vieilles racines, non seulement des corps de dégénérescence témoignant d'une infestation ancienne, mais encore des pelotons de filaments mycéliens reconnaissables. Ces caractères sont exceptionnels pour un *Epipactis* et Irmisch les signale, avec sa précision habituelle, dès le début de la monographie qu'il donne de cette espèce. Ils s'accompagnent de l'établissement d'une végétation monopodiale prolongée jusqu'à la floraison. Irmisch n'a en effet jamais vu hors du sol des pousses feuillues stériles de l'*Epipactis microphylla*, mais seulement des inflorescences, et l'étude qu'il a faite de quelques plantes adultes a démontré que leur rhizome, jusqu'à la base de la première hampe florale, résultait du développement prolongé du bourgeon de premier ordre formé sur le protocorme.

Il y a là sans nul doute une tendance nettement accusée vers

(1) Je n'ai pas pu acquérir en temps utile une conviction formelle sur ce point. D'après des observations faites avant que l'intérêt de cette question m'apparaisse, et qu'il faudrait reprendre, l'infestation des racines chez le *Listera ovata* et l'*Epipactis latifolia* est irrégulière et relativement faible, les rhizomes des plantes adultes n'hébergent pas de champignons et, par conséquent, les racines doivent s'infester dans chaque période annuelle indépendamment les unes des autres, au contact du sol.

le mode de végétation du *Neottia Nidus-avis*. Pour la préciser davantage il faut encore indiquer que l'*Epipactis microphylla* est remarquable par la réduction relative de ses feuilles, comme l'indique son nom, et par la faible pilosité de ses racines, à ce que dit Irmisch.

Cette variabilité remarquable des modes de végétation dans un même genre pourrait devenir au plus haut point instructive pour qui s'appliquerait à observer, dans des conditions expérimentales précises, les rapports du mode de développement avec le degré d'activité des champignons endophytes. D'après ce que j'ai vu de la variabilité des modes de germination du *Bletilla* dans des conditions semblables, et sachant ce qu'on observe encore de diversité dans les modes de végétation naturels du *Neottia* [**4**], il ne paraît pas illégitime de penser que l'origine de la végétation monopodiale chez les Orchidées peut devenir un problème susceptible de solution expérimentale.

§ 12. — **Symbiose, Épiphytisme, Saprophytisme.**

Il résulte clairement des faits exposés dans ce chapitre que les mêmes tendances se sont manifestées d'une manière indépendante dans l'évolution des Orchidées épiphytes et dans celle des Orchidées terrestres. L'apparition d'une phase juvénile de développement, distincte de la phase adulte, a sans doute coïncidé, dans un cas comme dans l'autre, avec le moment où les graines sont devenues incapables de germer sans le concours des champignons commensaux que les ancêtres des Orchidées hébergeaient depuis longtemps ; cette phase juvénile a pris ensuite des caractères de plus en plus spéciaux en même temps qu'elle tendait à se prolonger davantage.

La différenciation progressive du protocorme est marquée soit par sa tubérisation, soit par la substitution d'une symétrie bilatérale à la symétrie par rapport à son axe, soit par ces deux faits ensemble.

Le développement prématuré de bourgeons en branches épaissies de rhizome est un des moyens par lesquels la phase juvénile a pu se prolonger. Il s'indique chez les *Cymbidium* comme chez les Ophrydées, il prend chez l'*Eulophidium* une

forme plus parfaite, et arrive chez les *Epipogon* ou *Corallorhiza* à caractériser non plus seulement une phase juvénile, mais le mode du développement tout entier.

La formation de plus en plus précoce de racines charnues et persistantes caractérise une autre direction que l'évolution a pu suivre ; elle concorde dans tous les cas avec la substitution du mode monopodial de végétation au mode sympodial primitif. Une des formes les plus typiques d'appareil végétatif qui lui doive son origine est réalisée pour les griffes de racines issues d'un rhizome à feuilles rudimentaires qui s'observent chez le *Tæniophyllum Zollingeri* comme chez le *Neottia Nidus-avis*. L'apparition de la stature arborescente chez quelques-unes des Orchidées dont l'évolution s'est faite dans cette direction est sans doute aussi un fait remarquable.

En étudiant dans ce chapitre les modes de symbiose correspondant à chacun des modes de développement, j'ai entendu suggérer que l'apparition des divers caractères dont je viens de donner une énumération a un rapport étroit avec l'adaptation de plus en plus parfaite des Orchidées à la symbiose. En commentant dans les prochains chapitres les résultats de mes expériences, j'aurai à préciser ma pensée à ce sujet. Mais indépendamment même du recours à l'expérience, la constatation d'un parallélisme étroit entre l'évolution des Orchidées épiphytes et celle des Orchidées terrestres me paraît donner beaucoup de force à cette manière de voir.

Les conditions de la vie terrestre sont assurément bien différentes de celles de la vie épiphyte ; il doit falloir pour chacun de ces modes d'existence des aptitudes particulières, puisqu'on ne voit pas communément les plantes d'une même espèce adopter indifféremment l'un ou l'autre. Chez les Orchidées, on rencontre des exemples d'adaptations extrêmes à ces deux modes de vie, soit pour les plantes vivant à la couronne des forêts tropicales exposées à une illumination intense ou à la dessiccation, soit pour les espèces holosaprophytes comme le *Neottia Nidus-avis* acclimatées à la vie souterraine dans l'humus des forêts.

Il pourrait certainement paraître vraisemblable, à première vue, d'attribuer aux conditions de ces modes de vie si spéciaux et si différents l'apparence si particulière des Orchidées épi-

phytes ou saprophytes les plus typiques. Je ne nie pas que des conditions diverses impliquées par ces modes de vie aient pu avoir une action sur l'évolution des végétaux qui les acceptent; quelques traits de leur organisation peuvent sans doute s'expliquer ainsi. Pour préciser par un exemple, il est peut-être admissible que la dorsiventralité du protocorme chez beaucoup de Sarcanthinées épiphytes ait un rapport avec leur exposition à la lumière, puisque cette dorsiventralité n'existe pas pour les protocormes simplement bilatéraux des Néottiées à évolution souterraine. Mais ce sont là des faits de détail. Si un *Tæniophyllum* ressemble à un *Neottia* non seulement par son apparence à l'état adulte, mais encore par son mode de développement et aussi par l'histoire des ancêtres qui ont évolué jusqu'à lui, il faut chercher, pour expliquer une homologie si parfaite, l'action d'une condition d'existence qui ait été commune à ces plantes et à leurs deux séries d'ancêtres malgré la diversité d'habitat. On ne trouve alors, il me semble, aucune condition commune autre que la symbiose qui puisse suggérer une explication satisfaisante du parallélisme des deux évolutions.

On peut aller plus loin et penser que l'aptitude à l'épiphytisme ou au saprophytisme a pu se développer chez les Orchidées, originairement terrestres et non saprophytes, justement par suite de l'action sur ces plantes de leurs champignons commensaux, la symbiose ayant entraîné à la fois l'apparition de caractères morphologiques nouveaux et de dispositions physiologiques particulières.

Sans sortir du domaine de l'observation comparée, on peut assurément trouver des arguments sérieux à l'appui de cette manière de voir. Le plus notable me paraît fourni par l'étude des Cryptogames vasculaires inférieures dont l'évolution est parallèle à celle des Orchidées aux divers points de vue que je viens d'indiquer. L'adaptation de ces plantes à la symbiose avec des champignons endophytes s'accompagne de modes de développement étroitement comparables à ceux des Orchidées. La végétation sympodiale avec bulbes successifs dont le premier naît du protocorme se trouve chez le *Phylloglossum Drummondii* comme chez les Ophrydées ; la végétation coralloïde se retrouve chez les *Psilotum*, la végétation monopodiale avec

racines persistantes chez les Ophioglosses; l'apparition enfin de Lycopodinées ou de Filicinées arborescentes paraît avoir plus d'un rapport avec l'évolution qui amène au cas des *Vanda*. Il est d'autre part remarquable que le mode de vie saprophytique ait été adopté par les *Psilotum* comme la végétation épiphyte par un nombre notable d'Ophioglosses et de Lycopodes.

Ces homologies, qu'on a peine à croire fortuites, s'expliquent au mieux, il me semble, par la théorie proposée dans l'introduction de ce mémoire qui voit dans la symbiose un facteur d'évolution ayant une importance dominante.

CHAPITRE III

VARIATIONS D'ACTIVITÉ DES CHAMPIGNONS ENDOPHYTES

On a vu dans le chapitre I que des Orchidées fort diverses peuvent héberger des champignons ayant les mêmes caractères spécifiques; il peut exister aussi entre ces champignons, différents par leurs origines, une certaine similitude de propriétés physiologiques. Ainsi, il m'a été possible de faire germer des graines de Cattléyées non seulement avec le mycélium de *Rhizoctonia repens* provenant de ces plantes, mais encore avec celui que j'ai retiré de *Paphiopedilum*, de *Spiranthes*, ou de *Cymbidium*. De même, des graines de Cypripédiées ont pu germer avec des cultures de ce mycélium ayant les origines les plus diverses. Pas plus au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique, il n'y a en général d'étroite adaptation de chaque endophyte à son hôte.

L'importance de cette constatation m'est apparue dès le début de mes recherches expérimentales; elle n'est nullement diminuée par les précisions que je donnerai ici; mais, tout d'abord cette similitude d'action de champignons ayant des origines différentes m'a porté à croire que les propriétés physiologiques d'une même espèce d'endophyte étaient aussi constantes et aussi fixes que ses caractères morphologiques [**6**]. Prise sous cette forme extrême, la conclusion était erronée, et fondée d'ailleurs

sur un examen trop imprécis des faits. Il est utile de dire comment j'ai été amené à le reconnaître.

La découverte du rôle essentiel qu'ont des champignons pour la germination des Orchidées m'a paru de bonne heure pouvoir entraîner des conséquences utiles au point de vue de la pratique horticole. Les horticulteurs ne soupçonnaient rien de semblable; il était raisonnable de penser qu'ils ne réalisaient pas toujours leurs semis de façon à assurer l'infestation des graines; les difficultés parfois considérables qu'ils rencontraient pouvaient provenir en grande partie de cela. Je pensai donc qu'on leur rendrait service en leur distribuant des cultures de mycélium obtenues au laboratoire pour infester leurs semis.

Je fis de premiers essais dans cette voie en 1903, au moment même où je venais de réaliser des cultures de *Rhizoctonia repens* (séries L, S, C) qui m'avaient donné de bons résultats au laboratoire pour la germination des Cattléyées et des *Cypripedium*. Quelques amateurs d'Orchidées voulurent bien sur mon conseil mêler le mycélium que je leur envoyai, au compost où ils semaient leurs graines ; ils obtinrent, en particulier pour les semis de Cattléyées, des résultats nettement supérieurs à ceux que leur donnait l'emploi des méthodes traditionnelles. La question commença dès lors à intéresser les praticiens; elle fut posée en 1905, au congrès international d'horticulture de Paris, où je me crus en droit d'exprimer mon espoir d'améliorer les conditions d'une opération horticole qui passe à bon titre pour assez difficile.

Cet espoir a été en partie déçu quand j'ai cherché, en 1905 et 1906, à étendre le champ de ces expériences pratiques que plusieurs amateurs d'Orchidées s'étaient offerts à poursuivre avec moi. J'envoyai alors à ces collaborateurs les mêmes champignons, gardés en culture pures au laboratoire, qui avaient donné auparavant de bons résultats. La réussite fut cette fois médiocre ou nulle, aussi bien pour les semis de Cattléyées que pour ceux de *Cypripedium*. Cependant, j'ai visité alors quelques-unes des serres où des essais se poursuivaient et j'ai pu vérifier le soin qu'on y mettait à suivre mes indications.

Il a donc fallu admettre que les champignons avaient perdu avec le temps leurs propriétés physiologiques primitives et

que leur *activité* pour faire germer les graines ne doit pas être un caractère permanent. Des expériences plus précises faites au laboratoire ont montré, en effet, que cette activité est très variable, et m'ont conduit aux études qui font l'objet de ce chapitre.

§ 1. — Activités inégales des diverses cultures de chaque Rhizoctone.

La plupart des expériences que j'ai entreprises pour apprécier l'activité des champignons endophytes ont été faites avec des cultures de *Rhizoctonia repens*, dont j'étudiais l'action sur des semis des Cattléyées. Il importe d'indiquer tout d'abord comment ces semis se comportent et de quelle manière on doit les comparer.

Dans les semis faits sans champignons, les embryons verdissent au bout de quelques jours, et commencent presque simultanément à se développer en sphérules ; tous paraissent également viables et rien d'apparent ne révèle entre eux de différences essentielles. Cependant l'introduction d'un champignon ne provoque jamais qu'une germination plus ou moins irrégulière : certains embryons se développent rapidement en plantules, d'autres évoluent plus lentement ou même restent stationnaires après d'insignifiants progrès. Ces différences s'accentuent avec le temps et tandis que les plantules les plus vigoureuses continuent à progresser, les plus retardataires finissent par brunir après quelques mois, sans changements notables.

Cette irrégularité de la germination est générale pour les semis d'Orchidées, aussi bien dans la nature ou dans les serres que dans des tubes de culture, les figures 1 (page 3) et 18 (page 102) en donnent une idée ; elle révèle chez les graines une diversité d'aptitudes individuelles que rien ne faisait soupçonner au premier abord. Chaque champignon sélectionne en définitive dans le semis où il se trouve un nombre plus ou moins grand d'embryons qui peuvent seuls se développer en symbiose avec lui.

Les graines n'étant pas individuellement comparables, il faut toujours, pour étudier l'influence de champignons divers sur la

germination, comparer des semis de graines nombreuses. La chose est heureusement facile, puisqu'un même fruit d'Orchidée contient des milliers de semences. Pour les Cattléyées en particulier, dont les gousses sont volumineuses, j'ai généralement préparé, avec les graines d'un même fruit, des tubes de culture contenant chacun, pour le moins, une centaine de graines.

Quand plusieurs semis préparés ainsi sont inoculés, dans des conditions identiques, avec le même champignon, ils se comportent d'une manière comparable; les statistiques données à ce sujet pour l'expérience III (page 100) le montreront avec précision. Il n'en est plus de même quand l'inoculation est faite avec des champignons appartenant aux différentes séries dont l'énumération a été donnée dans le chapitre I; la comparaison des tubes de cultures montre alors sans ambiguïté que certains semis réussissent mieux et d'autres moins bien; il peut arriver, comme cas extrêmes, soit que presque tous les embryons se développent plus ou moins vite, soit qu'aucune graine ne germe.

J'ai considéré comme les plus actifs les champignons qui donnent, toutes choses égales d'ailleurs, la germination la plus rapide, le plus grand nombre de plantules ou les plantules les mieux développées dans un temps donné. Ces trois indices conduisent à des appréciations concordantes (1).

Afin de donner une idée précise des différences d'activité que peuvent présenter les champignons d'une même espèce, je résume ici les résultats d'une expérience comparative, faite en inoculant des semis de *Lælia* avec diverses cultures de *Rhizoctonia repens*. Ces cultures, dont j'ai rappelé l'origine, sont énumérées par ordre d'activité décroissante. J'entends par âge

(1) En général, dans les semis les mieux réussis la mortalité est nulle, ou faible et tardive, elle est plus grande dans les semis qui progressent moins bien et les plantules retardataires meurent alors les premières. Mais il y a des exceptions à ces règles. On verra en particutier, au chapitre IV, que, dans des semis d'abord prospères, il peut y avoir à un moment donné une crise de mortalité subite et générale. La *nocivité* d'un champignon pour un semis n'est donc pas invariablement liée à son *activité*. La mort tardive de plantules bien-développées est cependant un fait exceptionnel. Pour toutes les expériences au moins dont il sera question dans ce chapitre, la mortalité était faible ou nulle dans les semis prospères et notable seulement dans ceux où la germination se faisait très mal.

d'une culture le temps écoulé depuis que le mycélium a été isolé d'une racine pour être cultivé au laboratoire.

Pour rendre compte des différences observées, j'ai distingué et dénombré dans chaque semis deux catégories de plantules, suivant qu'elles montraient des feuilles plus ou moins développées ou qu'elles n'en montraient pas. Les semis où l'on observait le plus grand nombre de plantules feuillues contenaient aussi, comme à l'ordinaire, les plantules les plus avancées, qui avaient commencé à germer les premières.

Expérience I.

Semis de *Lælia* du 9 avril 1906.
Inoculés le 2 mai 1906.
Statistique faite le 4 septembre 1906.

ORIGINE DES CULTURES de *Rhizoctonia repens.*	AGE des cultures.	PLANTULES feuillues.	PLANTULES sans feuilles.	NOMBRE de plantules feuillues pour 100 plantules.
				p. 100
Paphiopedilum insigne, série C'.	5 mois.	90	38	70
Phragmopedilum sp., série C_1.	5 —	36	170	17
Cymbidium Lowianum, série K.	14 —	19	120	14
Paphiopedilum Lawrenceanum, série C_2.	5 —	12	230 dont 30 mortes.	5
Paphiopedilum villosum, série C_3.	5 —	8	190 dont 46 mortes.	4
Ærides maculosum, série A.	9 —	0	137 dont 98 mortes.	0
Paphiopedilum insigne, série C.	29 —	0	99 dont 95 mortes.	0

L'examen des résultats de cette expérience suffit à mettre en évidence les différences d'activité parfois considérables que peuvent présenter les Rhizoctones d'une même espèce appartenant à diverses séries de cultures. Des différences de cet ordre se constatent toujours par l'étude comparée attentive de semis, quelle que soit la nature des graines employées et quelle que soit aussi l'espèce de Rhizoctone dont des cultures servent pour l'inoculation des semis. Il n'est pas utile, pour établir ce point, de détailler les résultats d'expériences comparables à la pré-

cédente : je me contenterai dans le paragraphe suivant d'indiquer les réflexions générales que ces expériences suggèrent.

Avant d'examiner toutefois les conditions dont peut dépendre l'activité des champignons, il convient de se demander si cette activité est une propriété en quelque sorte absolue, ou si l'appréciation qu'on peut en faire par des expériences comparatives dépend étroitement de la nature des graines employées pour les semis.

Je n'ose pas énoncer à ce sujet de règle parfaitement précise, mais cependant j'ai des raisons de croire que la première des deux alternatives est la plus proche de la vérité. J'ai fait à plusieurs reprises, presque à la même époque, des semis de Cattléyées, de Cypripédiées ou de *Bletilla* que j'inoculais comparativement avec diverses cultures de *Rhizoctonia repens*. D'une manière générale, les cultures qui se montraient le plus actives pour les Cattléyées donnaient aussi les meilleurs résultats pour le *Bletilla* ou les *Cypripedium* ; inversement, les cultures peu actives pour les Cattléyées donnaient des résultats très médiocres ou nuls pour les deux autres sortes de semis. L'activité relative des cultures restait donc à peu près la même dans les trois cas, au moins si l'on se contentait de l'apprécier grossièrement, pour des cultures d'activités très différentes (1).

§ 2. — Influence de l'âge et de l'origine des cultures sur leur activité.

L'activité des champignons conservés en culture pure au laboratoire diminue toujours avec le temps. Cela a été au moins une règle sans exception dans les conditions où je me

(1) Une comparaison plus précise ne conduisait pas toujours à évaluer de la même manière dans des cas divers les faibles différences d'activité. Par exemple, pour des semis de *Bletilla*, contemporains des semis de *Lælia* dont la statistique est donnée plus haut, l'ordre d'activité des champignons, appréciée par la rapidité du développement des plantules, était :

$$C' — C_2 — C_1 — K — C_3 — C.$$

au lieu de l'ordre donné par les semis de *Lælia* :

$$C' — C_1, — K — C_2 — C_3 — C.$$

La coïncidence n'est pas parfaite, mais il est peut-être illusoire de chercher à déduire de comparaisons de ce genre des règles d'une grande précision.

suis placé, en cultivant les champignons sans soins spéciaux, le plus souvent sur des milieux au salep, à la température du laboratoire et à la lumière diffuse.

L'examen des résultats de l'expérience I fournit un exemple à l'appui de cette loi. Les cultures de la série C′ et celles de la série C provenaient toutes deux de racines d'un *Paphiopedilum insigne* des serres de Caen ; elles avaient été isolées à la même époque de l'année, mais à deux ans d'intervalle ; la culture la plus jeune donne les résultats les meilleurs de la série d'expériences, la plus âgée donne les plus mauvais qui sont tout à fait nuls.

Ce n'est pas là un fait accidentel : pour tous les semis de Cattléyées et de Cypripédiées que j'ai réalisés en 1906 et 1907, le mycélium de la série C, et de même ceux plus âgés encore des séries S et L se sont montrés constamment inactifs ; or, en 1903 et 1904, peu après leur isolement, ces champignons m'avaient donné de très bonnes germinations de diverses Cattléyées et d'un *Cypripedium* [**6**]. Les résultats des essais horticoles dont j'ai parlé au début de ce chapitre démontraient aussi l'atténuation d'activité de ces champignons. De même, le mycélium C′, actif au début de 1906, a perdu dès la fin de 1907 toute son activité pour les semis de Cattléyées, comme on pourra le voir par les résultats d'expériences que je rapporterai plus loin.

L'étude de semis d'*Odontoglossum* inoculés avec le *Rhizoctonia lanuginosa* m'a fourni des observations du même genre. Les cultures de la série O, datant de novembre 1904, m'avaient permis d'obtenir une germination assez satisfaisante d'un *Odontoglossum* en août 1905. En août 1906, le même mycélium ne put faire germer aucune graine d'un autre *Odontoglossum* semé dans les mêmes conditions ; les cultures de la série O′, que je venais de retirer des racines de la plante même d'où était provenu le mycélium O, me donnèrent au contraire quelques germinations.

De même encore, le *Rhizoctonia mucoroïdes* de la série P, qui avait fait germer au mieux un *Phalænopsis* en 1905, ne me donna, un an plus tard, absolument aucun résultat pour des semis de cinq espèces du même genre, et pas de succès non plus pour des semis de *Vanda*.

L'influence du vieillissement ressort très nettement de l'ensemble de mes expériences, mais elle ne suffit pas, à beaucoup près, pour expliquer les différences d'activité qu'ont présentées mes cultures. Des champignons d'origines différentes, isolés à la même époque, ont communément montré, dès le premier abord, des différences d'activité considérables ; par suite, des cultures relativement âgées ont pu souvent rester plus actives que des cultures d'obtention récente. Le tableau qui résume l'expérience I donne plusieurs exemples de faits de ce genre.

L'activité d'une culture dépend donc, pour une large part, de son origine ; mais la comparaison de mes cultures ne révèle au premier abord aucune loi simple qui règle cette dépendance. Les champignons extraits d'Orchidées très différentes ont pu avoir des degrés d'activité à peu près comparables ; c'était le cas des séries C, S, L, qui ont servi pour mes premiers semis. Les cultures provenant d'Orchidées proches parentes peuvent au contraire montrer des activités fort diverses, on le voit dans l'expérience I pour les séries C′, C_1, C_2, C_3. Enfin les racines d'une même plante, à différentes époques de l'année, peuvent fournir des champignons d'activités très inégales (1).

Si l'on revient au point de vue dominant de ce mémoire, où je cherche des liens entre la symbiose et l'évolution, il pourra paraître déconcertant qu'il n'y ait aucun rapport apparent entre le degré d'activité des champignons et le degré d'évolution des Orchidées qui les hébergent. En réalité, ces rapports existent sans doute, comme je le dirai plus loin, mais j'ai dû me trouver dans des conditions défavorables pour les découvrir. Il faut retenir, en effet, que j'ai presque exclusivement retiré mes champignons d'Orchidées cultivées en serre. Cette condition particulière est d'une importance essentielle pour interpréter mes observations et il est utile de la commenter.

Les horticulteurs sont unanimes à penser que la réussite d'un

(1) Voici un exemple de ce fait. En août 1905, des semis d'*Odontoglossum* ont été inoculés soit avec le mycélium de la série O, âgé de neuf mois, soit avec le mycélium de la série O′, récemment extrait. Le mycélium O, bien que plus âgé et ayant dû déjà s'atténuer par la culture, a donné une germination assez satisfaisante, le mycélium O′ n'a fait germer presque aucune graine. Les champignons de ces deux séries provenaient de la même plante d'*Odontoglossum grande*, le premier de jeunes racines et le second de vieilles.

semis d'Orchidée dépend dans une large mesure de la serre où l'on sème les graines. La correspondance suivie que j'ai eue depuis plusieurs années avec des praticiens qui me soumettaient les difficultés de leur tâche, m'a permis d'acquérir à ce sujet une conviction conforme à la croyance commune. Comment donc se peut-il qu'une germination réussisse communément dans certaines serres et toujours fort mal ou pas du tout dans d'autres ?

A l'origine de mes recherches, j'aurais été disposé à admettre que les serres impropres aux semis sont dépourvues ou mal pourvues de champignons, mais cela n'est conforme ni aux vraisemblances ni aux résultats d'observations précises. Wahrlich [**57**] avait déjà constaté que les Orchidées cultivées en serre sont aussi régulièrement et abondamment infestées de champignons que les Orchidées prises dans leurs stations naturelles. Je n'ai pas vu non plus d'exception à cette règle et j'ai cependant examiné des racines provenant pour le moins d'une dizaine de serres.

Dans plusieurs de ces serres, les semis réussissaient mal ; on y avait pourtant essayé, suivant une pratique courante, de semer les graines sur des paniers ou des pots contenant des Orchidées vivantes, c'est-à-dire dans des conditions où les champignons ne pouvaient pas manquer. J'ai eu l'occasion d'étudier des semis de Cattléyées où le développement des graines s'était arrêté après un gonflement presque insignifiant des embryons ; ces embryons stationnaires étaient voués, comme le savent les horticulteurs, à une mort prochaine ; ils étaient cependant infestés comme l'étaient ceux de mes propres semis inoculés avec des champignons inactifs.

De tout cela, il résulte évidemment que la cause d'insuccès la plus commune pour les semis horticoles n'est pas l'absence de champignons, mais le défaut d'activité des champignons qui rencontrent les graines. Il y a des serres à champignons actifs et des serres à champignons atténués ; on peut distinguer les unes des autres par la manière dont les semis s'y comportent.

L'activité des champignons s'atténuant plus ou moins vite quand ils vivent d'une façon autonome, il est fort compréhensible qu'il existe dans les serres des races inactives de Rhizoc-

tones. Depuis le moment, en effet, où ces champignons ont été introduits dans la culture par les griffes infestées des Orchidées d'importation, ils ont pu vivre communément hors de racines, dans les composts divers où l'on élève les plantes, sur les parois des paniers et des pots ou partout ailleurs dans les serres. Des pratiques de culture mal comprises peuvent avoir pour effet de sélectionner ces races inactives au détriment de celles dont l'activité se maintient par la symbiose.

C'est ce qui peut arriver en particulier quand on rempote dans un compost neuf des Orchidées prises à l'époque où elles n'ont plus de racines vivantes et où, par conséquent, elles ne renferment plus de champignons. Les racines nouvelles sont exposées à ne rencontrer dans ce compost que des champignons vivant depuis longtemps en saprophytes et ayant ainsi perdu leur activité. La pratique des rempotages peut ainsi devenir néfaste, or elle est fort en usage dans les serres soigneusement tenues où l'on se préoccupe de cultiver les Orchidées dans un compost sain, toujours recouvert de *Sphagnum* vivant et frais. On adjoint d'ailleurs à cette pratique des soins divers de propreté et de désinfection qui ont un rôle utile pour la défense des plantes contre leurs parasites accidentels, mais qui peuvent éventuellement aussi nuire à une existence régulière de leurs commensaux habituels. Des précautions trop attentives pour la culture des plantes adultes peuvent devenir nuisibles pour la réussite des semis. Il est bien connu en fait que les semeurs les plus heureux ne sont pas toujours ceux qui tiennent leurs serres avec le plus de soin.

Ces réflexions trouvent un appui dans mes observations personnelles. D'une part, en effet, les champignons les plus actifs que j'aie obtenus provenaient presque exclusivement des serres de la ville de Caen (1). Or ces serres, du moins en tant que

(1) Ce sont les champignons des séries C, C′, K, P, O. Ceux de la série L, qui provenaient d'une jeune plantule de semis et ceux de la série S, extraits d'un *Spiranthes* pris dans sa station naturelle, ont montré aussi une assez grande activité. Les autres cultures énumérées dans le chapitre I, provenant de racines prises dans des serres diverses, n'ont jamais eu qu'une activité faible. Encore faut-il tenir compte de ce que je n'ai pas compris dans l'énumération un assez grand nombre de champignons dont l'inactivité a été constatée par des essais préliminaires et dont je n'ai pas continué l'emploi pour mes expériences.

serres d'Orchidées, seraient considérées comme fort mal tenues par n'importe quel Orchidophile : les rempotages s'y font d'une manière irrégulière, le *Sphagnum* qui garnit les paniers est renouvelé rarement, il forme plutôt un fumier qu'un compost vivant conforme aux règles admises par les praticiens soigneux. D'autre part, je n'ai retiré que des champignons peu actifs (séries C_2, C_3) de racines provenant d'une serre admirablement tenue, dans laquelle d'ailleurs les germinations, réputées faciles, des Cattléyées ou des *Cypripedium* réussissaient fort mal.

En résumé, les grandes différences d'activité constatées entre les champignons de mes cultures doivent provenir des conditions antérieures de leur vie dans les serres. Pour découvrir les rapports qui peuvent exister entre l'activité des champignons et la nature de leurs hôtes, il conviendrait de se limiter à l'étude des plantes sauvages. Les Orchidées exotiques ne pourraient être considérées comme définitivement acclimatées à nos serres que si leur reproduction par semis y devenait régulière et facile. Pour en arriver là il faudra de nouveaux efforts de praticiens habitués déjà à une longue patience. Ces efforts devraient, à mon sens, s'inspirer des nécessités de la vie en symbiose et accorder autant de soins à la culture des Rhizoctones qu'à celle des Orchidées.

§ 3. — Exaltation de l'activité des champignons par la symbiose.

L'activité largement variable des Rhizoctones peut être comparée à la virulence des microorganismes pathogènes qui n'est pas davantage liée invariablement aux caractères spécifiques. Il convient de désigner ces deux propriétés par deux mots différents puisqu'on distingue de même la symbiose et la maladie ; mais le *degré d'activité* d'un Rhizoctone, comme le *degré de virulence* d'une bactérie pathogène, révèlent sans doute, sous deux aspects différents, le *degré d'adaptation* de parasites à leurs hôtes.

Cette comparaison amène à se demander si l'activité, qui peut comme la virulence s'atténuer par la vie autonome, ne peut pas inversement s'exalter par le séjour des champignons dans les Orchidées ; de la même manière que la virulence de bactéries

pathogènes s'exalte souvent par la vie dans des animaux capables de les héberger. J'ai cherché une réponse à cette question par des expériences dont j'indique tout d'abord le principe général.

Quand un semis de Cattléyées a été inoculé avec un mycélium de *Rhizoctonia repens*, ce mycélium pénètre aussitôt tous les embryons et forme des pelotons dans leurs cellules. Le temps pendant lequel on peut ensuite trouver de ces pelotons vivants dans les plantules est d'autant plus prolongé que ces plantules se développent mieux ; mais, même si les embryons se développent à peine, ils peuvent héberger du mycélium vivant pendant un mois ou deux. Quelque temps après l'inoculation, on peut retirer d'un embryon ou d'une plantule un des pelotons qui s'y sont formés (voir la note III de l'Appendice) et obtenir à partir de lui une nouvelle culture de mycélium. Si l'on inocule ensuite deux nouveaux semis, l'un avec le mycélium primitif maintenu en culture pure, l'autre avec le mycélium récemment obtenu, on peut comparer l'activité des deux champignons et apprécier ainsi la différence des propriétés qu'ils doivent, l'un à une période de vie autonome et l'autre à une période de symbiose.

J'ai fait plusieurs expériences de ce type sur lesquelles je donnerai ici quelques détails. Elles ont abouti à montrer que la symbiose est toujours favorable au maintien ou à l'exaltation de l'activité des champignons.

Expérience II. (Mai à Août 1906.)

Les champignons comparés dans cette expérience étaient :

1° Mycélium S, provenant des racines d'un *Spiranthes*, gardé en culture au laboratoire depuis plus de deux ans. Ce mycélium était devenu tout à fait inactif pour les Cattléyées, comme le montrait, indépendamment même des résultats de l'expérience actuelle, l'insuccès de divers semis faits à peu près à la même époque.

2° Mycélium S_1, provenant d'un peloton récemment extrait d'un embryon de *Lælia* inoculé depuis 65 jours avec le mycélium S. Cet embryon était resté à l'état de spérule, comme tous

ceux du semis dont il faisait partie; il était cependant un peu plus gonflé que les autres.

Le 15 mai 1906, j'ai inoculé comparativement deux semis de *Lælia* avec l'un ou l'autre de ces champignons. Trois mois après, les résultats étaient les suivants :

1° Semis inoculé avec le mycélium S. — Sur 40 graines semées, aucune n'avait germé; 14 embryons étaient bruns et morts, les 26 autres à l'état de spérules encore vertes.

2° Semis inoculé avec le mycélium S_1. — Sur 24 graines semées, 17 (dont 5 mortes) ne montraient qu'un développement insignifiant; les embryons des 7 autres s'étaient développés en petits tubercules embryonnaires à bourgeon terminal nettement différencié.

Dans cette expérience le nombre des graines employées pour les semis est faible ; mais si l'on tient compte de ce que l'inactivite complète du mycélium S avait été précédemment constatée, la supériorité du mycélium S_1 est indéniable.

La vie dans un embryon peut donc rendre à un mycélium complètement atténué une partie de l'activité qu'il avait perdue.

Expérience III. (Juin à Octobre 1906.)

Les champignons comparés étaient :

1° Mycélium C', provenant de racines d'un *Paphiopedilum insigne*. Ce mycélium était gardé depuis six mois en culture pure au laboratoire ; il avait encore un degré assez élevé d'activité.

2° Mycélium C'_1, provenant d'un peloton récemment pris dans une plantule de *Lælia* à l'état de tubercule embryonnaire à bourgeon terminal différencié. Cette plantule faisait partie d'un semis inoculé depuis 67 jours avec le mycélium C'.

Le 15 juin 1906, plusieurs semis de *Lælia* préparés depuis un mois, ont été inoculés avec l'un ou l'autre de ces champignons. Quatre mois après l'inoculation j'ai constaté les résultats résumés dans le tableau suivant :

		NOMBRE TOTAL de plantules feuillues.	NOMBRE TOTAL de plantules sans feuilles.	NOMBRE de plantules feuillues pour 100 plantules.
				p. 100.
Mycélium C′	1er semis.	27	99	21,4
	2e — .	32	124	20,5
Mycélium C'_1	1er semis.	34	57	37,4
	2e — .	37	63	37,0
	3e — .	43	69	38,4

Dans cette expérience il fallait s'attendre à n'avoir à constater que des différences d'activité relativement faibles, puisque le mycélium C′ était encore assez actif. J'ai fait en conséquence des semis de graines nombreuses. Si l'on compare les semis inoculés avec un même mycélium, on voit qu'il y a entre eux des différences insignifiantes. La méthode de comparaison est donc assez sûre pour permettre d'affirmer que le mycélium C'_1 est plus actif que C′. Le résultat est bien par conséquent dans le sens prévu (1).

Comme suite à l'expérience précédente, je me suis proposé de faire séjourner à plusieurs reprises un même mycélium dans des plantules, pour savoir ce que deviendrait son activité. J'ai donc retiré d'une plantule obtenue avec le mycélium C'_1 un mycélium C'_2 qui avait par conséquent séjourné deux fois dans de jeunes Cattléyées. Ce mycélium m'a servi, concurremment avec les précédents, à inoculer de nouveaux semis, et j'ai continué de même, en m'attachant à comparer à diverses reprises des champignons qui avaient séjourné plus ou moins longtemps dans des plantules. Les expériences faites suivant ce principe ont uniformément montré que les champignons les plus actifs

(1) Si l'on compare les résultats des expériences I et III, on pourra remarquer qu'elles donnent deux appréciations notablement différentes de l'activité du mycélium C′. Cela tient un peu à ce que ce mycélium était plus âgé à l'époque où a été faite l'expérience III, mais surtout à ce que les semis comparés dans cette expérience sont restés pendant les dernières semaines à une température peu élevée, la serre où ils étaient n'ayant pu être régulièrement chauffée pendant ce temps. En général, d'ailleurs, les conditions de température ou d'éclairement, toujours les mêmes pour une même série de semis, ont pu être variables d'une expérience à une autre.

étaient toujours ceux qui avaient le plus longtemps vécu en symbiose. Je me contente ici de donner le détail de la dernière expérience de cette série, faite un an et demi après l'expérience III.

Expérience IV. (Janvier à Avril 1908.)

A l'époque où cette expérience a été entreprise, je disposais de champignons ayant tous pour origine le mycélium C′, mais ayant séjourné plus ou moins longtemps dans des plantules. J'indique ici leur histoire.

1° Mycélium C′, isolé en décembre 1905, gardé en culture pure au laboratoire depuis plus de trois ans.

2° Mycélium C'_1, provenant de C′, ayant séjourné une seule fois, du 1er mars au 6 juin 1906 (67 jours), dans une plantule de *Lælia*; gardé ensuite en culture pure au laboratoire, depuis environ 19 mois.

3° Mycélium C'_2, provenant de C'_1, mais ayant séjourné du 15 juin au 26 octobre 1906 (133 jours), dans une plantule de *Lælia*. Ce mycélium avait donc au total, en deux séjours successifs, vécu 200 journées dans des plantules de *Lælia;* il avait été ensuite conservé en culture pure pendant environ 14 mois.

4° Mycélium C'_3, provenant de C'_2, mais ayant séjourné du 14 novembre 1906 au 3 mai 1907 (169 jours) dans une plantule de *Cattleya*. Au total, ce mycélium avait donc, en trois séjours successifs, vécu 369 journées dans des plantules de Cattléyées; il avait été ensuite conservé en culture pure au laboratoire depuis environ 8 mois.

5° Mycélium C'_4, provenant de C'_3, mais ayant séjourné du 1er juillet au 14 novembre 1907 (136 jours) dans une plantule de *Cypripedium* développée au laboratoire dans un semis de graines qu'on m'avait envoyées sans m'indiquer leur espèce. Au total, ce mycélium avait donc, en quatre séjours successifs, vécu 505 journées dans des plantules d'Orchidées; il n'était cultivé isolément que depuis un mois et demi.

Le 4 janvier 1908, j'ai inoculé des semis de *Lælio-Cattleya*, faits depuis un peu plus d'un mois, avec ces divers champignons.

La comparaison de ces semis a montré comme à l'ordinaire, que les champignons pris dans l'ordre où je les ai énumérés étaient de plus en plus actifs. J'ai représenté dans la figure 18

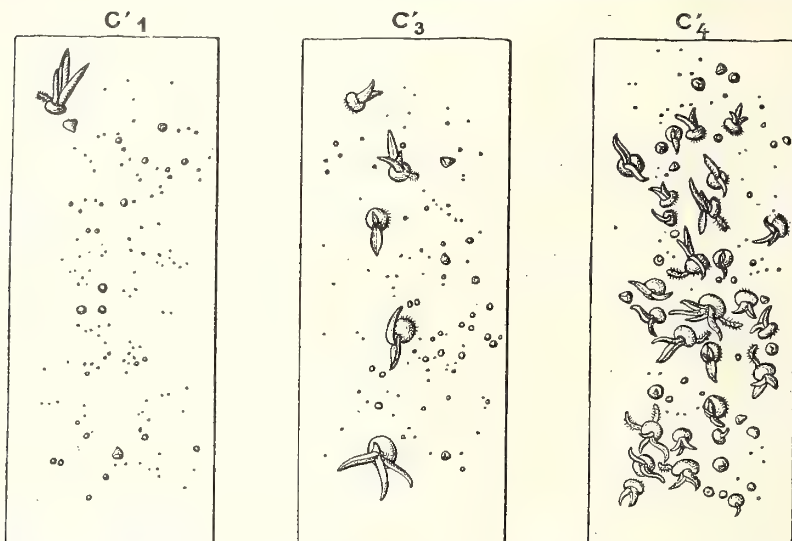


Fig. 18. — Trois semis de *Lælio-Cattleya*, inoculés avec les champignons d'activité croissante C'_1, C'_3, et C'_4. Les semis ont été faits sur gélose, dans des tubes de culture semblables à celui représenté dans la figure 1, page 31. Quelques plantules du semis C'_4 ont été un peu écartées les unes des autres pour faciliter le dessin. Légèrement grossi.

l'état des semis obtenus avec C'_1, C'_3 et C'_4, six mois après l'inoculation ; aucune des graines inoculées avec C', non seulement n'avait germé, mais même n'avait montré les débuts de développement qu'on voit pour un certain nombre de celles inoculées avec C'_1. Je n'ai pas représenté l'état du semis inoculé avec C'_2, ce semis ayant été accidentellement contaminé par un *Penicillium* ; on n'y voyait dans les premiers mois que des débuts de développement peu accusés d'un nombre restreint de graines. Il est entièrement vraisemblable que l'activité de ce mycélium C'_2 restait intermédiaire entre celles de C'_1 et C'_3 comme je l'avais constaté dans des expériences antérieures.

Les différences d'activité des diverses cultures comparées dans cette expérience peuvent tenir à deux causes. D'une part, les champignons qui étaient depuis longtemps isolés en culture pure ont perdu tout ou partie de leur activité primitive par l'effet de la vie autonome ; la chose est tout à fait

certaine pour le mycélium C' devenu absolument inactif après avoir été très actif autrefois. D'autre part, les champignons qui ont séjourné le plus longtemps dans les plantules ont pu accroître leur activité en valeur absolue ; mais pour déterminer l'influence de cette seconde cause sur les résultats constatés, il faudrait apprécier de combien l'activité actuelle du mycélium C'_4 est supérieure à l'activité qu'avait le mycélium C' peu après son isolement. Il est bien hasardeux de se fier pour cela à la comparaison des résultats obtenus pour des semis faits à plus de deux ans de distance avec des graines différentes et dans des conditions qui n'étaient pas exactement les mêmes. Mon impression a été cependant que l'activité du mycélium C'_4 ne dépassait pas considérablement l'activité primitive du mycélium C'. Il est probable que la série des expériences terminées par l'expérience III démontre plutôt l'atténuation des champignons par la vie autonome qu'une exaltation continue de leur activité par la symbiose.

On peut exalter l'activité du *Rhizoctonia lanuginosa* par passage dans des plantules d'*Odontoglossum*, comme celle du *Rhizoctonia repens* par passage dans des Cattléyées, mais tout aussi lentement.

En août 1906 le mycélium de la série O, âgé de 20 mois, était incapable de faire germer les graines d'*Odontoglossum* que j'inoculais avec lui. Des pelotons isolés des embryons après 2 mois de séjour ont donné un mycélium O_1 nettement plus actif bien que donnant encore une germination assez irrégulière des mêmes graines. Un second séjour de 40 jours dans les plantules inoculées avec le mycélium O_1 m'a fourni un mycélium O_2 qui ne s'est pas montré très sensiblement plus actif.

J'ai essayé en 1906 d'exalter l'activité du mycélium de *Rhizoctonia mucoroïdes* (série P) âgé d'un an, qui se montrait incapable de faire germer diverses graines de *Phalænopsis* que j'avais alors. J'ai rencontré de très grandes difficultés : le mycélium devenu inactif tuait assez rapidement les embryons qu'il pénétrait. Je n'ai guère pu faire vivre plus d'un mois le mycélium dans des embryons qui étaient à la fin en plus ou moins mauvais

état. Par quelques essais faits ainsi je n'ai obtenu aucun résultat appréciable. Mais il semble clair que cela tient à une difficulté particulière : le peu de résistance des embryons au mycélium inactif. Le *Rhizoctonia mucoroïdes* doit assurément, comme ses congénères, être capable d'exaltation d'activité par le séjour dans ses hôtes normaux, de même qu'il est capable d'atténuation d'activité rapide par la vie en dehors d'eux.

Des faits exposés dans ce paragraphe et dans le précédent, je déduirai en résumé les conséquences ou les inductions suivantes :

L'activité des Rhizoctones s'atténue d'une manière rapide quand ils vivent en dehors des Orchidées. Il ne faut pas plus de deux ou trois ans de vie autonome pour que cette activité arrive à être inappréciable.

Un champignon atténué par la vie autonome peut rapidement reprendre de l'activité par séjour dans des plantules ; un séjour de quelques semaines, comme on l'a vu par l'expérience I, suffit déjà pour produire une exaltation d'activité notable. Une fois qu'un certain degré d'activité est atteint, le séjour répété et prolongé dans des plantules le maintient et sans doute même peut l'augmenter, mais d'une façon très lente.

On conçoit sans peine que dans les conditions variables de la culture des Orchidées en serre, l'activité des champignons soit exposée à s'atténuer et devienne fort irrégulière, comme en témoignent les irrégularités fréquemment constatées par les horticulteurs dans la réussite de leurs semis.

L'activité des champignons étant un résultat de la symbiose, il est vraisemblable qu'elle a été primitivement acquise par elle. Dans la série des temps pendant lesquels la symbiose s'est poursuivie, cette activité des champignons a pu s'accroître. Les faits examinés dans le paragraphe suivant m'amèneront à suggérer que cette exaltation d'activité des champignons a eu des conséquences importantes pour l'évolution de leurs hôtes.

§ 4. — Influence du degré d'activité des Rhizoctones sur l'évolution des Orchidées.

J'ai décrit dans le chapitre précédent les divers modes de germination du *Bletilla hyacinthina* et affirmé par anticipation qu'ils pouvaient dépendre du degré d'activité des champignons endophytes. Il reste à indiquer comment j'ai reconnu ce fait.

L'existence de différents modes de germination chez le *Bletilla* m'a été révélée par les résultats d'expériences préliminaires, poursuivies pendant plusieurs années. Dans ces expériences, je semais toujours les graines sur du coton hydrophile humide, mais avec des solutions nutritives plus ou moins concentrées et chaque année avec des champignons différents. Il est arrivé dans ces conditions que tantôt j'obtenais des plantes sans protocorme et tantôt des plantes à protocorme plus ou moins bien différencié. Pour déterminer avec certitude les conditions dont dépendait l'apparition de chacun des deux modes de développement extrêmes, il fallait obtenir l'un et l'autre dans une même série d'expériences. Dans mes premiers essais cela ne s'est pas produit, les conditions pour chaque série d'expériences ayant été insuffisamment variées. Cependant l'examen des résultats obtenus pendant plusieurs années successives rendait vraisemblable que deux conditions différentes, une grande activité des champignons ou une concentration élevée du milieu de culture, pouvaient indifféremment déterminer la production d'un protocorme. Je me suis donc en définitive proposé de faire des semis de *Bletilla* à la fois avec des champignons diversement actifs et sur des milieux de culture plus ou moins concentrés. L'expérience a montré la justesse de l'induction à laquelle amenait l'examen critique des résultats précédemment obtenus.

Expérience V. (Janvier à Juin 1908.)

Pour cette expérience j'ai préparé quatre séries de tubes de culture, avec des décoctions de salep dont les concentrations, appréciées comme il est dit dans la note I de l'Appendice, étaient 1, 2, 4, 6.

Le 1[er] janvier 1908, j'ai semé dans chaque tube une trentaine de graines. Quelques tubes de chaque série, destinés à servir de témoins, ont été laissés aseptiques, les autres tubes ont été inoculés le 20 janvier avec diverses cultures de *Rhizoctonia repens*, appartenant aux séries C, C′, G, L_1, C'_3, C'_4, dont l'origine ou l'histoire sont indiquées soit dans le chapitre I, soit précédemment à propos de l'expérience IV.

J'ai laissé les cultures se développer jusqu'au 6 juin 1908; à ce moment, les modes de développement des plantules étaient suffisamment caractérisés ; comme je connaissais par ailleurs l'évolution correspondante à chacun de ces modes, j'ai interrompu l'expérience. En comparant les semis faits à diverses concentrations avec un même champignon, ou sans champignons, on pouvait juger l'effet de concentrations variées des solutions nutritives. En comparant au contraire les semis faits à une même concentration avec des champignons divers, on pouvait juger de l'effet des différences d'activité. C'est pour le moment à ce second point de vue qu'il importe de se placer, l'influence de la concentration du milieu de culture devant être spécialement étudiée au chapitre VI.

Pour comprendre les moyens de comparaison, il faut se rappeler d'abord que dans les semis de *Bletilla*, même s'ils sont sans champignons ou inoculés avec un mycélium très peu actif, tous les embryons se développent plus ou moins ; il est très rare que des plantules meurent au cours de l'expérience, mais le développement est toujours assez inégal dans une même culture, certaines plantules prenant de bonne heure sur les autres une avance qui se maintient ensuite. Cependant, dans certains semis la germination se fait plus vite, en moyenne, que dans d'autres et la plupart des plantules y prennent en définitive un développement plus considérable. Dans l'expérience actuelle il n'était pas difficile de classer les semis par ordre croissant de réussite. Cela aboutissait à considérer l'ordre dans lequel j'ai énuméré plus haut les champignons comme correspondant à leur ordre d'activité croissante.

Il y a peu d'intérêt à examiner les résultats donnés par les cultures G, B, L_1 qui montraient un degré moyen d'activité. Le point essentiel est de voir comment se comportaient les semis

faits avec les cultures C ou C′ d'une part, C'_3 ou C'_4 de l'autre. On se rappellera qu'à l'époque où a été faite la présente expérience les cultures C et C′, obtenues depuis plusieurs années, étaient tout à fait inactives pour les Cattléyées et qu'au contraire les cultures C'_3 et C'_4, comme le montre l'expérience IV, étaient les plus actives que je possédasse. L'ordre d'activité de ces cultures pour le *Bletilla* était le même que pour les Cattléyées ; cependant les résultats de l'expérience actuelle n'auraient révélé pour le mycélium C'_4 qu'une activité à peine supérieure à celle de C'_3, tandis que pour les Cattléyées, la différence d'activité des deux cultures était relativement considérable.

Par l'examen de la planche I on peut juger des résultats obtenus dans chaque série de semis, soit sans champignons, soit avec les champignons C, C′ ou C'_3. J'ai reproduit dans cette planche la plantule la moins avancée et la plantule la plus développée de chaque tube de culture, avec indication correspondante de la concentration.

Sans insister, pour le moment, sur l'ensemble des résultats, je note simplement ce fait essentiel que, *sur un même milieu de culture, toutes les conditions étant d'ailleurs égales, on peut obtenir des plantules grêles, sans protocorme, dans les semis faits aseptiquement ou avec des champignons atténués, tandis qu'on obtient au contraire des plantules à protocorme dans les semis inoculés avec un mycélium actif.* C'est ce qu'on voit au mieux par la comparaison des semis faits à la concentration 2. Dans les semis de cette série inoculés avec le mycélium actif C'_3, 22 plantules, sur un nombre total de 40, montraient un protocorme tubérisé, avec des racines naissant juste au-dessus de lui, les 18 autres avaient un protocorme plus grêle, bien que largement infesté, des entre-nœuds un peu plus longs et pas de racines. Dans les semis inoculés avec les champignons peu actifs C ou C′, certaines plantules n'étaient encore qu'au début de leur développement, mais aucune n'avait de protocorme tubérisé ou infesté notablement, et les plus avancées montraient sans ambiguïté l'allongement des entre-nœuds caractéristique du mode de développement sans formation de protocorme. On remarquera que les plantules aseptiques étaient un peu plus développées que celles inoculées avec le mycélium C. Ce mycélium

tout à fait inactif avait une action plutôt nuisible qu'utile sur le développement.

En somme, dans le cas du *Bletilla*, l'accroissement d'activité des champignons entraîne pour ainsi dire une évolution des plantules depuis des formes non tubérisées, pauvrement infestées, et enracinées tardivement, jusqu'à des formes à protocorme largement infesté, produisant précocement des racines nombreuses. Dans une certaine mesure cette évolution expérimentale peut être comparée à l'évolution naturelle qu'ont dû subir les Orchidées dans leur ensemble, depuis les espèces primitives sans protocorme, à symbiose intermittente et imparfaite, jusqu'aux espèces les plus élevées, adaptées à la symbiose continue, ayant un protocorme et présentant un développement considérable de racines.

La constatation de ce parallélisme amène à se demander si l'évolution des Orchidées n'a pas été entraînée par une exaltation progressive d'activité de leurs champignons endophytes? C'est là une vue hypothétique, et les commentaires que j'en ferai ici ne lui enlèveront pas ce caractère, mais du moins ils éclaireront plusieurs des sujets abordés dans ce mémoire.

L'examen des faits constatés pour le *Bletilla* permet de concevoir que l'exaltation d'activité des champignons, les progrès de la symbiose et ceux de l'évolution aient pu s'enchaîner presque indéfiniment. Dans ce cas, en effet, les champignons atténués produisent seulement des infestations peu étendues, récidivant à de longs intervalles, tandis que les champignons actifs infestent dès l'abord très largement le protocorme, puis, aussitôt après, les racines développées précocement. Ces champignons actifs imposent en un mot aux plantules un mode de développement qui permet une symbiose plus prolongée et plus parfaite; or la symbiose est par excellence la condition favorable au maintien ou à l'exaltation de l'activité des endophytes. Il ne paraît donc pas déraisonnable de penser qu'un champignon par le fait même qu'il devient plus actif peut acquérir des moyens nouveaux pour maintenir ou exalter son activité. On peut en définitive comprendre que les champignons, grâce à

l'activité même qu'ils acquéraient progressivement par la symbiose, aient réussi à imposer aux Orchidées des modes de végétation favorables à une symbiose de plus en plus parfaite.

La possibilité de progrès corrélatifs de l'activité des champignons, de la symbiose et de l'évolution des Orchidées, est donc théoriquement concevable. Mais si elle correspond à une réalité, il doit en rester des preuves : on doit trouver chez les Orchidées les plus évoluées des champignons plus actifs que chez les Orchidées les plus primitives; il doit y avoir un rapport constatable entre le degré d'activité des champignons et le degré d'évolution de leurs hôtes.

Il ne serait pas légitime, comme je l'ai dit plus haut, de donner à cette question une réponse négative par la seule constatation des grandes différences d'activité qu'on observe chez les champignons retirés d'Orchidées cultivées; il est plus naturel d'admettre qu'on peut, par des soins de culture, maintenir en vie des Orchidées adultes avec des champignons d'activité anormalement faible. Le véritable problème n'est pas sans doute de savoir avec quels champignons une Orchidée adulte peut végéter, mais de déterminer avec quels champignons elle peut se développer et accomplir son évolution complète. Si l'on pose ainsi la question, elle paraît susceptible d'une réponse favorable à la vue que je soutiens.

Mes expériences montrent clairement par exemple que des plantules de *Bletilla* peuvent se développer avec des champignons peu actifs, incapables de produire la germination des Cattléyées. Les *Cymbidium*, qui se placent dans l'arbre généalogique des Orchidées à un niveau plus élevé encore que les Cattléyées, doivent exiger pour se développer convenablement un mycélium très actif de *Rhizoctonia repens* ; le mycélium K, employé dans mes expériences peu après son isolement, m'a donné, en effet, pour un semis de *Cymbidium* des résultats très médiocres (voir la note IV de l'Appendice), et cependant ce mycélium avait pour les Cattléyées une activité très notable, même après quatorze mois de vie autonome (expérience I).

Les constatations de cet ordre que j'ai pu faire au cours de mes expériences n'ont souvent pas le degré de précision désirable et sont trop peu nombreuses, mais elles indiquent du

moins une voie de recherches. Il ne serait pas impossible, en faisant des semis sur une plus large échelle, de comparer les degrés d'activité des champignons convenables pour la germination d'Orchidées diversement évoluées (1).

L'hypothèse que je propose donne d'ailleurs prise à l'expérience encore par un autre côté. Si l'évolution progressive des Orchidées est bien sous la dépendance d'une augmentation d'activité de leurs champignons commensaux, cette évolution même doit pouvoir être produite expérimentalement. On a vu ici que le *Bletilla hyacinthina*, cultivé avec les champignons actifs pour les Cattléyées, abandonne son mode de germination primitif pour former un protocorme, c'est-à-dire pour se rapprocher d'Orchidées plus évoluées. Cette évolution expérimentale ne doit pas être exceptionnelle, et, si mon hypothèse a quelque justesse, on doit pouvoir en général obtenir une évolution analogue en cultivant une Orchidée avec des champignons actifs pour des plantes de la famille plus évoluées qu'elle.

Les recherches qu'on peut entreprendre pour contrôler cette manière de voir se heurtent à une circonstance particulière, au moins en ce qui concerne les Orchidées épiphytes soumises à mes expériences. On a vu, en effet, que les plus évoluées de ces Orchidées renferment des champignons d'espèces spéciales, le *Rhizoctonia mucoroïdes* ou le *Rhizoctonia lanuginosa* ; cela conduit à penser que l'évolution expérimentale possible chez le *Bletilla* au prix d'une simple augmentation d'activité du champignon commensal, nécessite dans d'autres cas un changement de l'espèce même de ce champignon. Un tel changement n'est pas toujours impossible et il peut entraîner, comme on va le voir, d'intéressants résultats.

(1) On peut remarquer d'une façon plus générale, mais fatalement plus imprécise, que les germinations réputées les plus difficiles auprès des horticulteurs sont justement celles d'Orchidées très évoluées ; cela peut s'expliquer par la difficulté de maintenir dans les serres les champignons de ces Orchidées au haut degré d'activité qui serait nécessaire.

CHAPITRE IV

ASSOCIATIONS ANORMALES DE RHIZOCTONES ET D'ORCHIDÉES

Au cours de mes recherches, du moins depuis 1905, j'ai toujours préparé de nombreux semis avec les graines de chacun des fruits qui me parvenaient. J'inoculais ensuite ces semis soit avec diverses cultures de l'espèce de Rhizoctone hébergée par le genre d'Orchidée en question, soit avec d'autres espèces de Rhizoctones. Chaque série d'expériences aboutissait ainsi à des constatations de divers ordres que j'ai dû, pour plus de clarté, examiner séparément dans ce mémoire. D'une part, les meilleures cultures obtenues pour chaque espèce d'Orchidée avec son commensal habituel m'ont montré sous leur aspect le plus normal les phénomènes du développement que j'ai décrits au chapitre II. D'autre part, la comparaison des résultats fournis par diverses cultures de la même espèce de champignon m'a permis de reconnaître les variations d'activité dont j'ai démontré l'existence dans le précédent chapitre. Enfin, l'examen des semis inoculés avec des Rhizoctones d'autres espèces m'a révélé les anomalies de la symbiose ou du développement que j'étudierai ici. Ces anomalies sont diverses et, afin d'orienter le lecteur, il convient d'en distinguer tout d'abord les principaux types.

Un certain nombre de mes essais pour réaliser des associations anormales d'Orchidées et de Rhizoctones sont restés infructueux : les champignons se développaient dans les semis sans pénétrer d'abord les embryons qui résistaient plus ou moins longtemps, mais en définitive étaient envahis et tués avant que rien ait rappelé les phénomènes habituels de la symbiose. Il y avait en un mot incompatibilité absolue entre les champignons et les Orchidées. Je rapporterai dans un premier paragraphe celles de mes tentatives qui ont abouti ainsi à une impossibilité; elles ne sont pas les plus nombreuses, et les inductions théoriques qui me guident devaient les faire considérer *a priori* comme les plus téméraires.

Quand on essaie d'interchanger les champignons d'Orchidées assez proches parentes, il se produit un début au moins d'association ayant toutes les apparences d'un commencement de symbiose : les champignons pénètrent par les régions de passage habituelles et commencent à former des pelotons intracellulaires. Si les champignons employés, quelle que soit leur espèce, sont très peu actifs, la symbiose ne progresse pas au delà de ces insignifiants débuts et les embryons succombent tôt ou tard sans s'être développés. C'est ce qu'on verra pour les cas rapportés dans le second paragraphe de ce chapitre.

Avec des champignons moins atténués, il est au contraire fréquent que les associations anormales s'établissent et progressent pendant un temps notable, presque comme dans la symbiose régulière. Les embryons réagissent alors en se développant et la rapidité de leurs premiers progrès montre que les Rhizoctones adaptés à vivre avec certaines espèces d'Orchidées peuvent cependant avoir pour d'autres espèces une activité appréciable et parfois même très grande. L'association a dans ce cas quelques chances de durée, mais elle ne correspond jamais pour ainsi dire qu'à un équilibre instable. Je montrerai dans le troisième paragraphe de ce chapitre comment cet équilibre arrive généralement à être détruit et j'examinerai aussi dans la mesure possible les conditions délicates à réaliser dont peut dépendre son maintien.

Il m'est arrivé à deux reprises de voir des symbioses anormales aboutir à des anomalies bien caractérisées dans le développement des plantules. Ces deux cas intéressants seront examinés à la fin de ce chapitre ; leur existence suggère que la variabilité des modes de germination observée déjà chez le *Bletilla hyacinthina* ne doit pas être une circonstance particulière à cette Orchidée, mais plutôt une éventualité généralement possible dans des conditions convenables.

Les divers cas que j'ai énumérés ici ont été observés, comme on le verra, tantôt pour une espèce d'Orchidée et tantôt pour une autre, mais rarement tous ensemble pour une même sorte de graines. Cela tient sans doute plutôt à l'imperfection de mes expériences qu'à la nature même des choses. Les cultures de champignons dont je disposais à chaque époque étaient

en nombre restreint et ne présentaient jamais des degrés d'activité aussi divers qu'il aurait été désirable. Si l'on réunissait à un moment donné des cultures de Rhizoctones ayant des propriétés assez largement variables, on pourrait sans doute réaliser tous les cas possibles avec une même espèce de graines. La symbiose normale se présenterait alors comme un état d'équilibre intermédiaire entre les deux états extrêmes de l'association infructueuse avec des champignons atténués ou de l'association instable avec des champignons d'activité exceptionnelle, accompagnée de mutations.

Malgré les lacunes presque fatales de mes recherches, il se dégage clairement des faits constatés l'impression que le nombre des cas possibles est restreint; on peut conclure de là selon toute apparence que les rapports entre Orchidées et Rhizoctones doivent être réglés par un petit nombre de lois générales.

§ 1. — **Impossibilité de certaines associations.**

Semis inoculé avec le *Rhizoctonia violacea*.

J'ai étudié l'action du *Rhizoctonia violacea* sur beaucoup de semis et je n'ai jamais vu d'association s'établir entre ce champignon et les embryons d'Orchidées. Il était assez vraisemblable *à priori* que ces essais avaient peu de chances de succès. D'une part, en effet, le *Rhizoctonia violacea* ne se trouve pas dans la nature associé à des Orchidées, à ma connaissance du moins. D'autre part, le mycélium dont je me suis servi, qui provenait d'un sclérote pris sur une pomme de terre, était cultivé depuis plusieurs années au laboratoire; cette condition seule aurait suffi à lui faire perdre son activité, s'il est capable d'en avoir une.

Voici quelques notes relatives aux expériences faites avec diverses graines.

1°. — *Bletilla hyacinthina* (semis de novembre 1905, sur coton, avec décoction de salep à la concentration 3). Cinq mois après l'inoculation du semis, non seulement aucune plantule n'était infestée, mais même le mycélium ne paraissait nullement

attiré par les plantules et rien n'indiquait de sa part une tentative de pénétration. Les plantules avaient commencé à se développer comme à l'ordinaire; elles étaient cependant moins avancées et d'un vert plus pâle que celles d'un semis témoin laissé sans champignon.

2°. — *Lælio-Brassavola* (semis de mai 1905, sur décoction de salep gélosée à la concentration 1). Deux mois après l'inoculation les sphérules s'étaient développées comme à l'ordinaire, un peu moins toutefois que dans un semis témoin sans champignons. Ces sphérules restaient indemnes; pourtant chez un petit nombre d'entre elles j'ai vu des filaments du Rhizoctone appliqués contre le suspenseur et pénétrant parfois une ou deux de ses cellules. Je n'ai jamais vu rien de plus qui indiquât un début de symbiose bien caractérisé pour les sphérules d'autres Cattléyées ayant vécu plusieurs mois au contact du *Rhizoctonia violacea.*

3°. — *Odontoglossum* (semis d'août 1905, sur décoction de salep gélosée à la concentration 1). Le résultat est le même que pour les Cattléyées, à ceci près que je n'ai même jamais vu de filaments appliqués contre le suspenseur ou y pénétrant.

4°. — *Phalænopsis* (semis de février 1905, sur coton, avec décoction de salep à la concentration 3). J'ai introduit le champignon dans des semis faits depuis un mois; les embryons avaient verdi et s'étaient un peu développés. Pendant quelques jours les embryons sont restés verts et indemnes, mais dès la fin de la seconde semaine tous étaient morts et complètement envahis par le mycélium. Les filaments traversaient les cellules en tout sens, sans former de pelotons dans aucune, végétant là comme dans un milieu inerte, les embryons n'avaient nullement réagi.

Les embryons de *Vanda*, comme ceux de *Phalænopsis*, résistent assez peu au *Rhizoctonia violacea* et meurent par son envahissement.

En résumé, les embryons d'Orchidées montrent ordinairement une indifférence presque absolue vis-à-vis du *Rhizoctonia violacea*; ils se comportent avec lui comme avec les moisissures banales qui peuvent infester les semis accidentellement et qui ne

leur sont pas immédiatement nuisibles. Les semis inoculés avec le *Rhizoctonia violacea* se développent toujours un peu moins bien que les semis témoins sans champignons ; cela peut tenir simplement à la concurrence entre le champignon et les plantules qui doivent se nourrir aux dépens d'un même milieu limité. A la longue les embryons finissent toujours par s'affaiblir assez pour être envahis par le Rhizoctone, mais c'est en général après une résistance très longue. Cette période de résistance est exceptionnellement courte dans le cas des *Phalænopsis* ou *Vanda* ; mais là aussi l'envahissement par le champignon ne fait que rendre plus précoce la mort des embryons sans avoir provoqué aucune réaction de leur part.

Semis de *Bletilla hyacinthina* avec divers Rhizoctones.

En novembre 1905, j'ai inoculé des semis de *Bletilla*, faits sur coton avec la décoction de salep de concentration 3, avec le *Rhizoctonia lanuginosa* ou le *Rhizoctonia mucoroïdes*. Cette tentative encore était à considérer comme assez audacieuse, car le *Bletilla hyacinthina* est une espèce relativement primitive et les Rhizoctones que j'employais sont au contraire adaptés à vivre avec les plus évoluées des Orchidées épiphytes. Il n'est donc pas très étonnant que les résultats aient été négatifs.

Pour l'inoculation avec le *Rhizoctonia lanuginosa*, je me suis servi du mycélium de la série O, âgé d'un an, mais encore capable au moins de débuts de symbiose avec les *Odontoglossum*. Ce mycélium s'est comporté vis-à-vis des plantules tout à fait comme celui du *Rhizoctonia violacea*: après trois mois de contact il n'y avait ni infestation des plantules, ni indice quelconque d'une attraction exercée par elles sur le champignon.

Le *Rhizoctonia mucoroïdes* ne pénètre pas les embryons par la cicatrice de leur suspenseur disparu, qui est la région normale de pénétration du *Rhizoctonia repens*; mais aussitôt que des rudiments de poils absorbants se différencient sur l'embryon, ils sont envahis par le mycélium et leur croissance se trouve arrêtée par ce fait. Les jeunes poils absorbants seuls sont ainsi attaqués ; le mycélium arrive à les remplir et les tue, mais n'y est jamais digéré. Malgré cela, les cellules sous-jacentes restent

parfaitement indemnes ; le champignon ne paraît pas pouvoir traverser la membrane qui les sépare des poils. Les plantules souffrent un peu de la destruction précoce de leurs poils absorbants ; elles se développent moins bien que dans les semis témoins sans champignons ; cependant, leur axe hypocotylé s'accroît et différencie sans cesse de nouveaux poils qui s'infestent régulièrement avant de s'être allongés.

La manière dont se comporte le mycélium du *Rhizoctonia mucoroïdes* ne doit pas dépendre beaucoup de son degré d'activité. J'ai en effet obtenu des résultats identiques soit avec le mycélium de la série P, très actif quelques mois auparavant pour les *Phalænopsis*, soit avec le mycélium rencontré au voisinage de racines d'Ophioglosse, comme il a été dit dans le chapitre I, qui n'a jamais montré d'activité pour aucune graine.

La propriété d'attaquer exclusivement les poils paraît bien particulière à l'espèce *Rhizoctonia mucoroïdes*. On remarquera, en effet, que le mycélium atténué du *Rhizoctonia repens*, dans la symbiose normale, peut infester l'axe hypocotylé ou les entrenœuds de la jeune tige en pénétrant par la base des poils, mais cette infestation est toujours tardive, elle se fait par la base de poils depuis longtemps accrus et elle ne se limite pas à eux. Avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* le résultat est bien différent ; l'infestation précoce des poils, qui arrête leur croissance, est une véritable maladie des plantules, ou plutôt d'une seule catégorie de leurs cellules. Cette maladie peut être considérée comme bénigne. Dans mes semis les plantules restaient toutes vivantes plus de trois mois après l'inoculation et leurs poils seuls étaient infestés ; plusieurs d'entre elles étaient cependant presque complètement enfouies dans le mycélium qui formait sur le coton un tapis assez épais. Sans doute ces plantules auraient fini par succomber ; on verra que cela arrive pour les Cattléyées dans des circonstances assez analogues. Mais il faut retenir que les conditions imposées par ma méthode de culture sont particulièrement dures : dans les conditions naturelles de semis, il n'est pas à présumer que des plantules puissent avoir à se défendre contre un champignon développé à leur contact d'une manière tellement abondante ; elles ne seraient exposées qu'à la destruction de quelques poils

absorbants et elles y survivraient sans peine si les circonstances leur étaient par ailleurs favorables.

Il est intéressant de remarquer que les trois espèces de Rhizoctones d'Orchidées dont j'ai donné les diagnoses dans le chapitre I se comportent vis-à-vis du *Bletilla* de trois manières bien différentes : le *Rhizoctonia repens* est capable de symbiose plus ou moins parfaite avec les plantules, le *Rhizoctonia mucoroïdes* est l'agent d'une maladie localisée et bénigne, le *Rhizoctonia lanuginosa* n'a aucun effet. Dans les expériences faites avec des Orchidées plus évoluées que le *Bletilla* (1) des différences de cet ordre se sont encore montrées, mais il s'est révélé malgré cela, entre les modes d'action des trois espèces de champignons, des analogies que l'expérience actuelle ne met pas en évidence.

§ 2. — **Associations imparfaites avec des Rhizoctones atténués.**

Les expériences dont je résumerai ici les résultats essentiels ont été faites en inoculant des Rhizoctones d'Orchidées atténués, de n'importe quelle espèce, à des Epidendrées ou Vandées prises parmi les plus évoluées, qui doivent être accoutumées à vivre avec des champignons d'une grande activité. Il y a généralement eu dans ces conditions des débuts d'association plus ou moins imparfaits, sans effet utile pour les embryons.

Odontoglossum, Cattléyées

En août 1905, j'ai inoculé des semis d'*Odontoglossum* avec diverses cultures de *Rhizoctonia repens* qui étaient soit âgées et presques inactives pour les Cattléyées (série C, S, L), soit faiblement actives (série A), soit d'activité moyenne (série K). Les

(1) Les *Cypripedium*, qui se rapprochent un peu du *Bletilla* pour leur mode de germination et qui ont assurément une parenté très lointaine avec les *Odontoglossum* ou les *Phalænopsis*, ne paraissent pas pouvoir non plus contracter d'association avec les *Rhizoctonia lanuginosa* ou *mucoroïdes*. Je n'ai jamais vu de graines se développer aussi peu que ce soit par l'action de ces champignons, malgré plusieurs essais faits avec des cultures diversement actives et des *Cypripedium* variés. Mais il faut dire que ces *Cypripedium* germaient assez irrégulièrement, même avec mes cultures de *Rhizoctonia repens*.

embryons d'*Odontoglossum* sont toujours restés vivants pendant plusieurs mois sans se développer ; ils résistaient victorieusement aux champignons pendant un temps prolongé, mais le mécanisme de leur résistance n'était pas toujours le même, et c'est ce qui fait l'intérêt de ce cas.

Avec les champignons inactifs, les embryons n'étaient jamais pénétrés précocement par le mycélium et ne paraissaient même exercer aucune attraction sur lui ; quatre mois après l'inoculation des semis, presque tous les embryons étaient encore indemnes ; j'ai vu seulement, pour deux d'entre eux, des filaments mycéliens pénétrer dans le suspenseur, sans d'ailleurs s'étendre dans le corps de l'embryon lui-même. En somme, dans ce cas comme dans ceux étudiés au paragraphe précédent, les embryons restaient dans un état d'indifférence presque complète par rapport au champignon qui vivait à leur voisinage.

Avec le mycélium faiblement actif de la série A, il n'y avait pas non plus d'infestation précoce, mais le suspenseur de chaque embryon était de bonne heure recouvert de filaments appliqués contre lui, manifestement attirés vers cette région de passage, mais incapables pendant plusieurs mois de la pénétrer.

Avec le mycélium plus actif de la série K, les embryons étaient toujours infestés dès les premières semaines. Les filaments mycéliens pénétraient le suspenseur et formaient des pelotons dans quelques cellules de l'embryon ; mais ces pelotons étaient complètement digérés au bout d'un ou deux mois et il n'y avait plus d'infestation nouvelle pendant les mois suivants. Dans ce cas même, où un début d'association était bien manifeste, les embryons ne se développaient pas d'une manière appréciable : j'en ai vu un seul, sur une cinquantaine, qui avait produit, après quatre mois de culture, l'ébauche d'un premier groupe de poils absorbants non accrus.

Dans tous ces semis les embryons finissent naturellement par mourir, mais après cinq mois ou plus, c'est-à-dire à peine plus vite que dans les semis faits sans champignons. Les embryons moribonds ou morts sont envahis par le mycélium, mais dans cette infestation tardive rien ne rappelle la symbiose : il ne se forme pas de pelotons, il n'y a pas non plus de digestion intra-

cellulaire des filaments envahisseurs, ni de réaction quelconque de la part des embryons.

Les embryons d'*Odontoglossum* se comportent avec le mycélium atténué de leur hôte normal, le *Rhizoctonia lanuginosa*, de la même manière qu'avec le mycélium moyennement actif du *Rhizoctonia repens*. Dans mes semis de 1906, avec le mycélium atténué de la série O, il n'y avait ainsi qu'un développement insignifiant des embryons, malgré une infestation précocement arrêtée par la digestion intracellulaire des pelotons formés dans quelques cellules.

J'ai eu de nombreuses occasions d'observer des phénomènes analogues dans les semis de Cattléyées inoculés avec des Rhizoctones d'Orchidées très atténués, quelle que soit leur espèce. Il y a toujours d'abord infestation par le suspenseur, mais la digestion des pelotons survient avant que les embryons aient pris un développement notable. C'est ce qu'on voit dans la figure 19 pour une sphérule de *Lælio-Brassavola* inoculée depuis trois mois (avril-juin 1905) avec un mycélium très atténué de *Rhizoctonia repens* (série L). Cette sphérule, comme toutes celles du même semis, restait vivante, mais à un état stationnaire après la digestion des champignons. L'aspect de sphérules inoculées avec de vieilles cultures des *Rhizoctonia lanuginosa* ou *mucoroïdes* serait sensiblement le même. Dans les semis faits avec ces Rhizoctones atténués les sphérules meurent toujours, en définitive, par suite d'une infestation secondaire, comme les embryons d'*Odontoglossum* dont j'ai parlé tout à l'heure, mais c'est après une période de résistance qui dure généralement plusieurs mois.

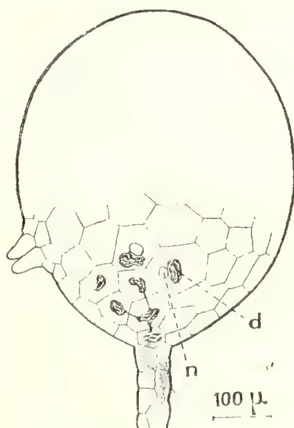


Fig. 19. — Coupe optique dans une sphérule de *Lælio-Brassavola* inoculée avec un Rhizoctone atténué : *n*, noyau ; *d*, peloton de mycélium digéré.

Phalænopsis, *Vanda*.

Les embryons de *Phalænopsis* ou *Vanda* résistent moins bien au *Rhizoctonia repens* atténué que les embryons de Cattléyées ou d'*Odontoglossum*. Je donne ici à titre d'exemple les notes concernant des semis de *Phalænopsis* faits en 1905 (sur coton avec décoction de salep à la concentration 3), où j'avais laissé les embryons verdir et se développer pendant un mois, avant d'introduire dans les tubes un mycélium très atténué de *Rhizoctonia repens* (série C).

Pendant les deux premières semaines après l'inoculation, il n'y avait aucune mortalité ni aucune infestation des embryons, mais déjà on trouvait régulièrement des filaments appliqués et ramifiés au contact du pôle postérieur de chaque embryon ; le champignon était attiré vers cette région de passage, mais ne pouvait pas la pénétrer immédiatement. Dès la fin de la seconde semaine, quelques embryons ont été totalement envahis et sont morts ; les autres ont eu successivement le même sort dans les deux mois suivants.

L'examen d'embryons moribonds montrait le champignon pénétrant par la région qui l'avait attiré dès le début et dont il finissait par forcer le passage. Les filaments envahisseurs formaient d'abord des pelotons plus ou moins bien caractérisés dans quelques cellules et parfois un petit nombre de ces pelotons étaient digérés, ce qui indiquait une réaction de défense de la part des embryons. Mais après cette première période où les rapports paraissaient s'établir comme dans la symbiose, la progression du mycélium s'accélérait, et il envahissait les cellules sans s'y pelotonner, les traversant en tous sens, comme si elles étaient absolument inertes ; les embryons alors ne tardaient pas à succomber.

Chez les Cattléyées ou les *Odontoglossum* le début d'association avec les Rhizoctones atténués se termine par une sorte de guérison des embryons, qui acquièrent une immunité prolongée après la digestion des premiers filaments envahisseurs ; chez les *Phalænopsis*, au contraire, cette sorte de guérison temporaire ne se produit pas et les embryons succombent en somme

à une maladie infectieuse rapidement mortelle. Les embryons des *Phalænopsis* ou *Vanda* paraissent d'ailleurs particulièrement fragiles : ils sont tués plus vite encore par les cultures atténuées de leur endophyte normal que par les cultures inactives de *Rhizoctonia repens*. Cela rend presque impossible, comme je l'ai dit, de rendre leur activité aux cultures atténuées du *Rhizoctonia mucoroïdes* par séjour dans ces embryons.

§ 3. — **Associations instables avec des Rhizoctones actifs.**

L'objet principal de ce paragraphe sera d'étudier la manière dont se comportent les embryons de Cattléyées inoculés avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*, c'est-à-dire avec un champignon qui habite normalement des Orchidées plus évoluées que les Cattléyées et sans doute mieux adaptées qu'elles à supporter un haut degré d'activité de leurs commensaux. J'ai fait sur ce sujet plusieurs séries d'expériences dont les résultats assez variés s'enchaînent d'une manière instructive.

Activité et nocivité du *Rhizoctonia mucoroïdes* pour les Cattléyéés.

En avril 1905 j'ai inoculé des semis de *Lælio-Brassavola*, faits depuis un mois sur gélose dans les conditions ordinaires, avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* de la série P, âgé de deux mois et encore bien actif pour les semis de *Phalænopsis*. J'avais inoculé en même temps des semis témoins avec un mycélium de *Rhizoctonia repens* assez atténué (série C) qui a donné pourtant quelques germinations normales.

Le premier développement des embryons inoculés avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* s'est fait avec une régularité et une rapidité exceptionnelles. Les poils absorbants poussaient d'une façon vigoureuse, en touffes nombreuses (fig. 20) ; en moins d'un mois, la plupart des plantules avaient différencié leur bourgeon terminal. Au bout de deux mois il n'y avait encore aucune mortalité ; les plus avancées des plantules déployaient leurs feuilles ; elles étaient d'apparence normale, bien que leurs tuber-

cules embryonnaires fussent sensiblement plus volumineux que ceux des plantules témoins les mieux développées (comparer les fig. 11 et 12, Pl. IV). Ces premiers résultats étaient fort surprenants, car, même dans les conditions normales les meilleures, les semis de Cattléyées ne débutent pas mieux.

Fig. 20. — *Lælio-Brassavola.* — Protocorme de un mois, obtenu avec le *Rhizoctonia mucoroïdes.* Ce protocorme « en toupie » est orienté de telle manière que sa pointe S, où s'insérait le suspenseur, soit dirigée vers l'observateur. — *t*, touffes de poils infestés plus ou moins précocement; *t'*, touffes de poils encore indemnes; *i*, région infestée du protocorme, vue par transparence.

Les choses en étaient là quand, au cours du troisième mois, une crise de mortalité rapide a commencé à sévir sur les semis pour les anéantir définitivement en moins de trois semaines. Les plantules les moins avancées sont mortes les premières, puis de jour en jour les autres, tout aussi subitement. A la fin du mois il ne restait, sur plusieurs centaines de plantules, qu'une seule survivante, évidemment prête à mourir quand je l'ai récoltée pour en faire l'étude. S'il ne s'était pas agi de cultures pures, ou si le phénomène avait été observé dans un seul de mes tubes et non dans tous à la fois, on aurait pu croire à la destruction des plantules par une maladie épidémique accidentelle sévissant sur un semis jusque-là normal et prospère.

En réalité la crise finale de mortalité tout autant que l'exubérance exceptionnelle de la végétation à ses débuts révélaient ici la désharmonie d'une association incapable de stabilité dans les conditions où je cherchais à la réaliser. Il est intéressant, pour découvrir les raisons de cette désharmonie, de comparer plus précisément l'évolution de la symbiose normale à celle de cette association instable.

Dans la symbiose normale avec le *Rhizoctonia repens* la progression de l'endophyte se règle pour ainsi dire sur le développement des plantules. Tout d'abord la zone infestée s'étend en restant à chaque moment localisée en arrière de la région où poussent les jeunes poils absorbants, ces poils restent indemnes tant que dure leur croissance (fig. 9, C, page 52) et le mycélium qui s'étend dans la plantule les infeste seulement d'une manière tardive (fig. 9, D). Dès les premières semaines il y a digestion de quelques pelotons intracellulaires, mais cette phagocytose est insuffisante pour enrayer l'infestation. Le tubercule embryonnaire renferme jusqu'à son achèvement du mycélium vivant, formant sans cesse de nouveaux pelotons, si bien qu'en définitive la zone infestée s'étend dans toute la partie inférieure de ce tubercule discoïde (fig. 11, Pl. IV).

Dans l'association avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* les phénomènes sont tout autres. Au début la progression de l'endophyte est anormalement rapide, les jeunes poils absorbants sont précocément atteints par du mycélium provenant de la zone infestée, qui les envahit et souvent arrête leur croissance (fig. 20). Après cette période d'invasion trop rapide, il se produit dans le cours du second mois une réaction phagocytaire brutale : tous les pelotons sont digérés, l'infestation cesse de s'étendre et elle reste en définitive limitée à une région relativement restreinte du tubercule embryonnaire (fig. 12, Pl. IV). Les plantules ne renferment donc plus de mycélium vivant dans les dernières semaines de leur vie ; elles ne se développent alors, pour ainsi dire, que par vitesse acquise ; cependant durant cette période de vie autonome elles peuvent encore déployer leurs feuilles et différencier de nouvelles touffes de poils absorbants au pourtour de leur protocorme.

Ce qui arrive ensuite peut être assez exactement comparé à ce qui se passait pour les plantules de *Bletilla* dans les semis inoculés avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* : le mycélium extérieur aux plantules s'attaque à leurs jeunes poils absorbants dont il pénètre la base (fig. 12, pl. IV), mais il rencontre là une résistance assez longue à vaincre. En définitive, il arrive pourtant à forcer le passage, comme je l'ai vu clairement sur les coupes de la dernière plantule prête à mourir que j'avais récoltée dans

mes semis (fig. 13, pl. IV). La mort des plantules était manifestement due à l'infestation secondaire qui se faisait par cette voie. En effet, dès qu'une plantule commençait à brunir, on la trouvait envahie dans presque toute sa masse par des filaments mycéliens qui ne pouvaient pas provenir de la première région infestée où la phagocytose avait depuis longtemps achevé son œuvre. Ces filaments ne formaient plus alors de pelotons, ils cheminaient en tous sens, soit entre les cellules, soit au travers d'elles, et ces cellules ne réagissaient nullement. Au bout de quelque temps, les plantes mortes, qui avaient conservé leur forme extérieure, s'écrasaient entre lame et lamelle comme du savon noir, tout leur squelette interne de cloisons cellulosiques ayant été digéré.

Il peut paraître surprenant que les plantules, après avoir résisté à un premier envahissement du champignon, succombent si facilement à une récidive de l'infestation; cela peut être simplement une conséquence du vieillissement des plantules. J'ai constaté, en effet, que des sphérules de *Lælio-Brassavola*, gardées en culture pure pendant la durée de l'expérience précédente et âgées par conséquent de quatre mois, succombaient immédiatement à l'inoculation par le *Rhizoctonia mucoroïdes*, sans présenter de résistance notable à l'infestation primaire que les sphérules plus jeunes avaient supportée aisément. Il semble donc que la vie autonome, de même qu'elle produit pour les champignons une atténuation d'activité, entraîne pour les jeunes Orchidées une diminution de résistance. Les jeunes embryons qui résistent à une première infestation du *Rhizoctonia mucoroïdes*, ne le font qu'en revenant à la vie autonome, puisqu'ils digèrent complètement les filaments dont ils ont été pénétrés. Ce retour à la vie autonome peut suffire à affaiblir les plantules au point de les rendre incapables de résister à la nouvelle infestation qui les menace.

On comprend mieux, d'après cela, que la symbiose soit une condition exceptionnelle dont la réalisation exige un équilibre parfait entre les moyens d'attaque ou de défense des champignons et des plantules.

Possibilité d'une association durable.

Les constatations que je viens de faire laissent malgré tout l'impression qu'une symbiose prolongée entre le *Rhizoctonia mucoroïdes* et les Cattléyées ne doit pas être impossible. Sans doute le champignon offert aux graines dans le cas précédent avait une activité trop considérable et la réaction brutale des plantules était la raison initiale de désharmonie qui entraînait l'insuccès définitif. Mais d'une part l'activité du champignon est susceptible de varier et, d'autre part, on peut imposer aux plantules des conditions de vie qui s'opposent dès l'abord à un développement trop exubérant. On peut donc avoir l'espoir de réaliser l'expérience dans des conditions meilleures. J'y suis parvenu dans une certaine mesure en laissant mes cultures de *Rhizoctonia mucoroïdes* s'atténuer et en me guidant pour le choix des conditions de culture sur les résultats d'une expérience contemporaine de la précédente, dont il faut d'abord dire quelques mots.

J'ai noté autrefois que la culture des Cattléyées avec le *Rhizoctonia repens* réussit habituellement assez mal si l'on fait les semis sur du coton humide. Ces plantes épiphytes préfèrent normalement dès le jeune âge la culture sur des milieux solides comme la gélose ; il en est de même pour les *Odontoglossum* dans les conditions de leur symbiose normale. Au contraire, la culture sur coton convient mieux aux *Cypripedium*, *Bletilla* ou *Phalænopsis*. En mettant en train les expériences d'avril 1905 dont je viens de parler, j'avais fait quelques semis de *Lælio-Brassavola* sur des plaques de coton, dans des conditions par ailleurs identiques à celles réalisées pour les semis sur gélose. Ceux de ces semis sur coton qui avaient été inoculés avec le *Rhizoctonia repens* atténué (série C) n'ont pas fourni une seule plantule bien développée, mais seulement de très petits tubercules embryonnaires qui mouraient après être restés trois ou quatre mois dans un état stationnaire. Les semis inoculés avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* (série P), comparés aux semis contemporains sur gélose, ont progressé moins vite mais résisté plus longtemps. Les plantules les plus avancées n'ont

commencé à déployer leurs feuilles qu'après trois mois et demi de culture et à ce moment il n'y avait encore aucun décès parmi elles. Un peu plus tard la crise de mortalité a commencé à se produire, comme dans les semis sur gélose, mais les dernières plantules n'ont succombé qu'au septième mois et elles avaient alors cinq ou six feuilles déployées et deux ou trois racines. La mort de ces plantules si remarquablement développées est d'ailleurs encore survenue inopinément, en quelques jours, sans que rien l'ait fait prévoir, si ce n'est la constatation des décès précédents.

Instruit par ces résultats, j'ai fait de nouveaux semis avec ce qui me restait de graines de *Lælio-Brassavola* en octobre 1905 ; j'ai choisi le coton comme substratum de culture, et je me suis servi du mycélium P de *Rhizoctonia mucoroïdes* qui devait s'être atténué dans une certaine mesure. Une centaine de graines, laissées un mois en semis pur, avaient formé des sphérules ; leur germination après l'introduction du champignon a été assez irrégulière et un peu plus lente que dans mes premières expériences ; les tubercules embryonnaires n'ont pris qu'un développement normal, mais il n'y a pas eu de mortalité précoce. Trois mois après l'inoculation j'ai eu soin de séparer les plantules les plus avancées et de les transporter isolément dans des tubes de culture récemment préparés. Ce « repiquage » a été funeste à quelques plantules, comme cela arrive toujours, mais la plupart ont bien résisté et il n'y a eu ensuite aucun décès parmi elles.

Quand j'ai arrêté l'expérience, en octobre 1906, il me restait vingt-quatre de ces plantules, en parfait état, ayant de cinq à dix feuilles et de une à quatre racines ; elles se développaient depuis onze mois en association avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*. J'ai représenté dans la figure 21 une des plantules moyennement développées de ce lot. Elle ne présentait pas plus que ses congénères d'anomalies apparentes.

J'ignore si ces plantules déjà fort avancées auraient pu parvenir à l'état adulte, mais un élevage beaucoup plus prolongé n'était pas possible dans mes tubes de culture. En juillet 1905, j'avais envoyé à un amateur d'Orchidées une culture du *Rhizoctonia mucoroïdes* P, pour inoculer un semis de Cattléyées en serre. Le semis a été fait dans une terrine propre, sur de la sciure de bois fraîche où du mycélium avait été disséminé en divers endroits.

Les lettres successives de mon correspondant m'ont bien apporté les nouvelles que je pouvais attendre : magnifique levée du semis tout d'abord et crise intense de mortalité un peu plus tard. Quelques plantules situées sur le bord de la terrine, dans la région la plus humide, ont cependant survécu et ont pu être élevées jusqu'à ce jour ; on peut craindre en vérité qu'elles n'aient changé de commensal.

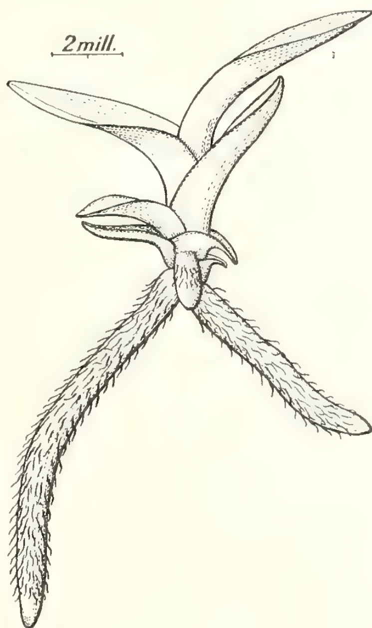


Fig. 21. — *Lælio-Brassavola.* — Plantule de onze mois, obtenue avec le *Rhizoctonia mucoroïdes.*

Quoi qu'il en soit, la possibilité d'une symbiose assez prolongée entre les Cattléyées et le *Rhizoctonia mucoroïdes* reste surprenante. Elle suggère que, das la nat ure, des Orchidées pourraient s'associer à un champignon différent de leur hôte habituel en changeant de station. Mais si cette éventualité paraît ainsi possible d'un point de vue théorique, mes recherches n'en ont pas fourni d'évidence directe. Dans tous les cas, en effet, où j'ai cultivé les endophytes de diverses Orchidées d'une même espèce ou d'un même genre, j'ai toujours obtenu le même Rhizoctone (1). Si la règle est générale, il faudra croire que les associations anormales sont vouées dans la nature à l'instabilité et que, tôt ou tard, les plantes vivant avec un commensal inaccoutumé doivent en changer ou périr.

(1) En général même, autant que je sache, les Orchidées d'un même groupe naturel hébergent la même espèce de champignon. En se reportant au chapitre I on verra cependant une exception, celle d'un *Ærides* qui hébergeait le *Rhizoctonia repens* et différait en cela de Sarcanthinées voisines, les *Phalænopsis* ou *Vanda*, dont les racines m'ont toujours fourni le *Rhizoctonia mucoroïdes.*

SIMILITUDE DE PROPRIÉTÉS DU *Rhizoctonia mucoroïdes* ET DU *Rhizoctonia repens*.

En avril 1906, c'est-à-dire un an après mes premières expériences, j'ai fait de nouvelles cultures comparatives de *Lælia* sur coton ou sur gélose, et avec le *Rhizoctonia repens* ou le *Rhizoctonia mucoroïdes*. Mes vieilles cultures de *Rhizoctonia repens* étant devenues tout à fait inactives, j'ai employé un mycélium récemment isolé (série C') et très actif. Pour les inoculations avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* je me suis encore servi du mycélium P, devenu incapable de faire germer les *Phalænopsis* et assurément atténué d'une manière notable.

Par cet emploi de cultures actives de *Rhizoctonia repens* et de cultures atténuées de *Rhizoctonia mucoroïdes*, je me trouvais dans des conditions inverses de celles qui avaient été réalisées pour mes premières expériences. J'ai eu aussi des résultats précisément inverses, car cette fois les cultures avec le *Rhizoctonia repens* ont beaucoup mieux réussi que les cultures avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*. C'est ce qu'on voit par la statistique suivante qui résume les résultats obtenus pour chaque semis six mois après l'inoculation.

		PLANTULES ayant une ou plusieurs racines.	PLANTULES à feuilles déployées.	PLANTULES sans feuilles déployées.
Rhizoctonia repens (série C').	Semis sur gélose.	8	46	56 dont 6 mortes.
	Semis sur coton.	0	59	67 dont 10 mortes.
Rhizoctonia mucoroïdes (série P).	Semis sur gélose.	0	13	129 dont 48 mortes.
	Semis sur coton.	0	2	116 dont 73 mortes.

Dans cette série d'expériences les plantules obtenues avec le *Rhizoctonia repens*, comparées à celles que donnait le *Rhizoctonia mucoroïdes*, étaient non seulement plus nombreuses, mais encore plus vigoureuses et à tubercules embryonnaires plus volumineux.

L'ensemble des expériences montre clairement en définitive que le degré d'activité des champignons est plus important pour les résultats que la nature même de ces champignons. Le *Rhizoctonia mucoroïdes* est susceptible d'acquérir un degré d'activité très élevé, dont je n'ai jamais vu que le *Rhizoctonia repens* soit capable; sous cette forme très active, comme on l'a vu par les premières expériences, il ne peut pas contracter d'association stable avec les Cattléyées; mais à un état plus atténué il peut vivre en symbiose prolongée avec elles, presque autant que le *Rhizoctonia repens* à son état le plus actif. Un degré d'atténuation de plus le rend enfin presque incapable de produire le développement. Un an après l'expérience précédente, quand j'ai essayé encore d'inoculer des Cattléyées avec le mycélium P, je n'ai observé aucun développement notable des graines; comme je l'ai dit au paragraphe 2, ce mycélium inactif de *Rhizoctonia mucoroïdes* se comportait essentiellement de la même manière que le mycélium inactif de *Rhizoctonia repens*.

En somme, les propriétés physiologiques des deux espèces de champignons ne paraissent pas profondément différentes, malgré les différences bien accusées de leurs caractères morphologiques. Cela rend assurément vraisemblable que le *Rhizoctonia mucoroïdes* soit une espèce dérivée du *Rhizoctonia repens*, adaptée à acquérir le haut degré d'activité que des Orchidées très évoluées peuvent seules tolérer chez leurs commensaux.

Importance du milieu de culture.

La comparaison des résultats obtenus dans la série des expériences précédentes, suivant que les semis étaient faits sur gélose ou sur coton, prête aussi à des remarques d'un intérêt général.

Comme on le voit par la statistique qui vient d'être donnée, le mycélium atténué du *Rhizoctonia mucoroïdes* produit une germination peu satisfaisante des graines semées sur coton; il en est communément de même avec les cultures pas très actives du *Rhizoctonia repens*. Au contraire, ces cultures relativement atténuées de l'un ou l'autre Rhizoctone donnent de meilleurs résultats pour les semis faits sur gélose. Avec des champignons

d'une plus grande activité les cultures sur coton deviennent possibles et enfin quand le *Rhizoctonia mucoroïdes* atteint un haut degré d'activité, les graines semées sur gélose ne le supportent plus, tandis que celles semées sur coton résistent davantage.

Ainsi, le mode de vie que les plantules peuvent accepter dépend du degré d'activité de leurs champignons commensaux : avec des champignons d'activité faible elles se développent sur un milieu solide comme la gélose et ne se développeraient pas sur le coton ; avec des champignons de très grande activité la culture sur gélose devient impossible alors que la culture sur du coton humide peut encore réussir.

La vie sur gélose ou la vie sur coton sont deux modes bien définis d'existence, et, dans mes expériences, les jeunes Orchidées d'une même espèce préféraient toujours manifestement l'un à l'autre. Dans la nature on voit aussi que chaque Orchidée adopte un habitat particulier. Les conditions naturelles de la vie épiphyte, de la vie terrestre ou de la vie dans l'humus ne sont pas exactement équivalentes aux conditions réalisées dans mes tubes de culture, ni définies d'ailleurs avec autant de précision, mais ces modes de vie ne sont sans doute pas beaucoup plus profondément différents les uns des autres que ne sont la vie sur gélose ou la vie sur coton.

Il est particulièrement suggestif que, dans mes cultures, une simple variation d'activité des champignons ait pu entraîner l'adaptation à l'un ou l'autre de deux modes de vie bien caractérisés. Si les variations d'activité des champignons endophytes ont bien eu, comme je crois, une importance essentielle pour l'évolution des Orchidées, on peut penser que l'adaptation de ces plantes à des conditions variées d'existence a été aussi une conséquence de l'action de leurs commensaux. On est ainsi ramené par une voie nouvelle aux réflexions que j'ai faites, à la fin du chapitre II, sur les rapports des modes de vie avec l'évolution.

Autres associations instables.

Les divers types d'associations possibles entre le *Rhizoctonia mucoroïdes* et les Cattléyées doivent se rencontrer dans d'autres

cas, si j'en juge par les quelques expériences dont j'indique ici brièvement les résultats.

1°. — *Odontoglossum* et *Rhizoctonia mucoroïdes*. — En août 1905, j'ai inoculé des semis d'*Odontoglossum*, sur gélose ou sur coton, avec le mycélium P du *Rhizoctonia mucoroïdes*, très actif à ce moment pour les Cattléyées. Il y a eu infestation immédiate des embryons par le suspenseur, formation de tubercules embryonnaires plus ou moins développés, puis phagocytose complète du mycélium et enfin mort subite par infestation secondaire. Les plantules élevées sur coton résistaient plus longtemps que celles cultivées sur gélose; la plus âgée de celles que j'ai pu obtenir est morte seulement après quatre mois de culture. Les embryons d'*Odontoglossum* réagissaient, en somme, moins vigoureusement que les embryons de Cattléyées à l'action du *Rhizoctonia mucoroïdes*, mais il n'y avait pas de différences essentielles entre les deux cas.

2°. — Cattléyées et *Rhizoctonia lanuginosa*. — Je n'ai pas obtenu de développement considérable de Cattléyées avec le *Rhizoctonia lanuginosa*, mais cela ne serait sans doute pas impossible dans des conditions favorables, car l'infestation des embryons se produit très vite et peut entraîner au début une réaction manifeste. Dans des semis de *Lælio-Brassavola* inoculés en mai 1905 avec le mycélium O, les embryons donnaient dès les premières semaines de petits tubercules embryonnaires sans bourgeon terminal; mais le développement s'arrêtait là après phagocytose complète du mycélium envahisseur. Ce mycélium de *Rhizoctonia lanuginosa* avait donc une activité assez faible, mais il se montrait très faiblement nocif. Dans des semis de quatre mois les plantules restaient bien vivantes et leurs poils absorbants n'étaient pas attaqués.

On remarquera que les expériences faites avec les Cattléyées, comme celles faites avec le *Bletilla hyacinthina*, révèlent une différence de propriétés entre le *Rhizoctonia lanuginosa* et le *Rhizoctonia mucoroïdes*, cette seconde espèce seule attaquant rapidement les poils absorbants qui n'exercent pas d'attraction sur le mycélium de la première.

3°. — *Phalænopsis* et *Rhizoctonia lanuginosa*. — En mars 1905, j'ai inoculé un semis de *Phalænopsis*, où les graines

étaient semées depuis un mois et avaient verdi, avec le mycélium O de *Rhizoctonia lanuginosa*. Les embryons ont été infestés de suite; dès les premiers jours ils ont manifestement grossi, et produit leurs deux sortes de poils protecteurs et absorbants. Ce premier développement normal des embryons était sensiblement plus rapide que dans un semis témoin inoculé avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*. Manifestement donc le *Rhizoctonia lanuginosa* avait une activité très grande pour les embryons de *Phalænopsis*, mais son action a été de très courte durée. Après environ deux semaines les plantules sont restées stationnaires, tous les pelotons situés à la partie antérieure de la région infestée ayant été dès ce moment digérés (fig. 23, page 150). Ces plantules ont ensuite résisté longtemps : après quatre mois la plupart d'entre elles étaient encore vivantes, quelques-unes seulement ayant succombé à une inféstation secondaire.

Comme on le verra bientôt, les *Vanda* réagissent plus vivement encore que les *Phalænopsis* à l'infestation par le *Rhizoctonia lanuginosa*.

§ 4. — Anomalies du développement dans les associations anormales.

Dans les divers cas qu'on vient d'étudier, des infestations anormales entraînaient un développement rapide mais régulier des embryons; l'instabilité de l'association se manifestait soit par une exubérance exceptionnelle de la végétation à son début, soit par la mort prématurée des plantules. Les cas que j'examinerai maintenant ne sont pas très profondément différents, mais ils ont présenté ceci de particulier que la désharmonie de l'association se traduisait par l'apparition dans les semis de plantules anormales, en proportion plus ou moins grande. J'ai observé ces sortes de mutations chez un *Cymbidium* et chez un *Vanda*.

Cymbidium.

En août 1905, j'ai semé des graines de *Cymbidium* sur de la moelle de sureau, imbibée avec la décoction de salep habituelle,

et j'ai inoculé comparativement ces semis avec le mycélium K de *Rhizoctonia repens*, récemment isolé des racines d'un *Cymbidium*, ou avec le mycélium P de *Rhizoctonia mucoroïdes*.

Bien que le mycélium K fût assez actif pour les Cattléyées, il m'a donné pour la germination de *Cymbidium* des résultats assez médiocres, suffisants cependant pour faire connaître les phénomènes du développement que j'ai décrits au chapitre II.

Au contraire, l'inoculation par le *Rhizoctonia mucoroïdes* a donné de bons résultats. Les embryons se sont développés assez régulièrement et, au bout de quatre mois, les plantules les plus avancées avaient déployé une ou plusieurs feuilles. A ce moment j'ai interrompu l'expérience sans me douter, à vrai dire, de l'intérêt de son résultat; plus tard seulement, en examinant les plantules que j'avais conservées, j'ai eu la surprise de constater chez l'une d'entre elles un mode de développement exceptionnel.

Cette plantule a été représentée dans la figure 22. Elle était infestée dans sa région inférieure couverte de poils par du mycélium en partie digéré. Elle se singularise surtout par le développement précoce, accompagné de tubérisation, d'un bourgeon situé à l'aisselle de la première écaille du protocorme; mais elle montre aussi un début de développement du bourgeon axillaire de la seconde écaille. Elle paraissait ainsi en voie de donner une plantule à trois branches dont une au moins tubérisée. Sur trente-deux plantules que j'avais conservées, une seule présentait cette anomalie ; les autres, plus ou moins développés, étaient comparables à celles obtenues, beaucoup plus lentement, avec le *Rhizoctonia repens* (fig. 10, p. 55); elles avaient cependant en général des protocormes plus élargis et plus courts.

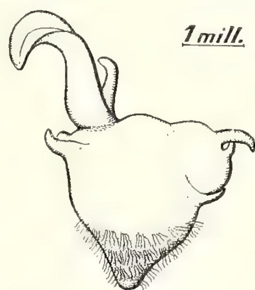


Fig. 22. — *Cymbidium*. — Plantule anormale de quatre mois, obtenue avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*.

Les plantules de *Cymbidium* sont donc capables, au moins dans ce cas d'association anormale, d'avoir plus d'un mode de développement. Il est particulièrement intéressant de remarquer

que la ramification précoce des plantules, assurément exceptionnelle ici, est un caractère habituel dans le développement des *Eulophidium* ou des *Epipogon*, comme je l'ai rappelé au chapitre II. Il s'agit donc là d'un phénomène qu'on doit considérer comme anormal chez les *Cymbidium* à cause de sa rareté, mais qui a pu devenir régulier et ordinaire dans d'autres cas. L'apparition facultative de protocormes ramifiés chez un *Cymbidium* cultivé avec un champignon très actif pour lui, suggère que la ramification précoce du protocorme, chez les Orchidées où elle est normale, a pu être la conséquence d'un accroissement de l'activité des commensaux habituels.

De même que le polymorphisme des plantules de *Bletilla* a fourni une indication précieuse pour comprendre l'apparition du protocorme chez les Orchidées en général, de même, une étude plus attentive du cas des *Cymbidium* pourrait sans doute servir à expliquer l'apparition de formes juvéniles coralloïdes chez diverses plantes de la famille. On va voir, d'ailleurs, que les plantules de *Vanda* peuvent présenter des anomalies assez analogues à celle que je viens de décrire.

Vanda (Planche IV).

Mes premiers semis de *Vanda tricolor* ont été faits en avril 1905, soit sur coton, soit sur moelle de sureau, avec une décoction de salep à la concentration 3. J'ai inoculé comparativement ces semis avec le mycélium P de *Rhizoctonia mucoroïdes* ou le mycélium O de *Rhizoctonia lanuginosa*.

La nature du milieu de culture a eu une importance assez grande. Avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* les semis sur coton ne réussissaient pas, les semis sur moelle de sureau ont, au contraire, fourni quelques plantules (fig. 1 et 2, Pl. IV), dont le mode de développement était normal, comparable à celui des *Phalænopsis* et concordant aussi avec celui qu'a décrit Raciborski [42]. Avec le *Rhizoctonia lanuginosa*, les cultures sur moelle de sureau n'ont jamais donné de bons résultats, mais les semis sur coton ont mieux réussi. Dans ce cas donc, comme dans celui des Cattléyées, l'adaptation à un hôte inaccoutumé

ne paraissait possible qu'au prix de conditions particulières de culture.

Dans les semis sur coton inoculés avec le *Rhizoctonia lanuginosa*, beaucoup d'embryons se développaient rapidement au début, mais la plupart arrivaient bientôt à un état stationnaire et mouraient dans la suite sans l'avoir dépassé. Plusieurs centaines de graines que j'avais semées m'ont en définitive fourni, au bout de cinq mois, seulement six plantules ayant un développement notable. Quatre de ces plantules étaient normales, à un état voisin de celui représenté par la figure 1 (Pl. IV). Une cinquième plantule avait un protocorme formé d'une fascie de trois branches et était du même type que celle représentée dans la figure 4 (Pl. IV).

La sixième plantule, plus développée que les précédentes, a été transportée dans un nouveau tube de culture et gardée deux mois de plus; elle a continué à se développer, mais en s'entourant d'un duvet assez épais de mycélium et en prenant une couleur jaunâtre, si bien qu'elle paraissait moribonde quand je l'ai récoltée. Le protocorme de cette plantule s'était accru beaucoup plus qu'à l'ordinaire, et pendant longtemps il n'était apparu aucune feuille ; il existait cependant trois bourgeons, profondément inclus dans la partie antérieure tubérisée du protocorme, dont les parties supérieures du limbe de deux feuilles ont fini par émerger (fig. 7). Il s'agissait donc encore d'une plantule fasciée, sans doute même assez précocement, mais chez laquelle une tubérisation anormalement prolongée empêchait de reconnaître au premier abord la nature de l'anomalie, les trois branches et leurs bourgeons étant pour ainsi dire englobés dans une gangue commune.

La production de ces plantules anormales m'a engagé à faire de nouveaux semis en novembre 1905, toujours sur coton, avec les mêmes graines et le même mycélium. J'avais préparé alors une dizaine de tubes de culture et dans la plupart il n'y a eu encore qu'un développement insignifiant des embryons. Dans un seul de ces tubes (1), la germination a été plus satisfaisante et j'y ai

(1) La plaque de coton de ce tube trempait relativement peu dans le liquide nutritif et elle s'est trouvée un peu desséchée vers le cinquième mois. Cela

compté, au bout de six mois, quarante-quatre plantules survivantes, dont la culture a été poursuivie plus ou moins longtemps, après transport dans de nouveaux tubes.

Deux de ces plantules étaient bifides (fig. 3 et 9), trois autres trifurquées (fig. 4); la plus intéressante enfin, que j'ai dessinée quand elle atteignait l'âge de onze mois, avait un protocorme formé d'une fascie de neuf branches (fig. 5 et 6). Les autres plantules avaient un protocorme simple, mais souvent plus ou moins tordu (fig. 8). Toutes ces plantules étaient encore en excellent état quand je les ai dessinées; un praticien habile auquel j'ai envoyé les plus remarquables n'a pas réussi à les élever, mais a attribué son échec à une négligence.

J'ai fait des coupes dans plusieurs des plantules normales ou anormales obtenues dans cette expérience, afin de reconnaître le mode d'infestation. Il y avait toujours à la pointe du protocorme une région infestée relativement peu étendue, où le mycélium était complètement digéré (fig. 9). Dans ce cas, comme dans celui des Cattléyées inoculées avec le mycélium actif de *Rhizoctonia mucoroïdes*, il s'était produit une infestation primaire d'un mode normal, mais bientôt enrayée. Le premier développement des embryons avait été la conséquence de cette infestation primaire et sans doute aussi les anomalies lui étaient dues. Je n'ai pas pu reconnaître de très bonne heure les protocormes fasciés par l'examen des cultures à la loupe, mais, selon toute apparence, ils devaient présenter très précocément plusieurs îlots méristématiques distincts. L'individualisation des branches, qui rend seule l'anomalie bien évidente, se produisait plus tard, mais, cependant, encore d'une manière assez précoce (fig. 9).

Après leur première infestation, les plantules ont eu une longue période d'immunité, et une circonstance instructive m'a permis de constater leur grande résistance vis-à-vis du mycélium qui les entourait. Au sixième mois de la culture j'avais trans-

peut expliquer la meilleure réussite du semis, car on verra au chapitre VI que la dessiccation des milieux de culture peut avoir un effet utile pour le développement des Orchidées. Les anomalies des plantules n'étaient cependant pas dues à cette dessiccation partielle et tardive; elles avaient été acquises plus précocément, et d'ailleurs je les avais déjà observées dans les semis précédents qui n'avaient pas été exposés à la même circonstance accidentelle.

porté dix-sept plantules, une à une, dans des tubes fraîchement préparés ; toutes les plantules ont survécu, mais dans aucun des dix-sept tubes nouveaux il ne s'est développé de champignon. J'avais pris cependant les plantules, sans précautions spéciales, sur le tapis de *Rhizoctonia lanuginosa* où elles vivaient ; elles s'en détachaient aisément et pouvaient être isolées très proprement sur la petite pelle de platine flambée qui me servait pour ce genre d'opérations. Il est très remarquable qu'il n'y ait pas eu dans ces conditions de mycélium vivant entraîné par les plantules : dans tous les autres cas où j'ai fait des transports analogues de jeunes Orchidées, il y avait toujours assez de mycélium entraîné par les plantules pour contaminer les tubes stériles où je les mettais. Il faut donc croire que ces plantules de *Vanda* non seulement ne renfermaient plus de mycélium vivant interne, mais encore ne retenaient aucun filament mycélien, adhérent à leur surface ou à leurs poils absorbants, malgré six mois de séjour sur un milieu où le champignon était abondamment développé.

Cette circonstance remarquable deviendra moins étonnante si l'on se rappelle que le *Rhizoctonia lanuginosa* n'attaquait pas non plus les poils absorbants des plantules de *Bletilla* ou de Cattléyées cultivées à son contact. Cette sorte d'inaptitude à produire des infestations secondaires par les poils est en définitive un caractère constant de ce Rhizoctone, qui le différencie du *Rhizoctonia mucoroïdes*.

La plupart des plantules que j'avais transportées dans de nouveaux tubes ont continué à vivre sans champignons, et se sont développées pas trop lentement, d'une manière aussi normale que possible, étant donnée leur anomalie initiale. Cela a été notamment le cas pour la plantule à neuf branches qui, en cinq mois, a déployé ses feuilles et produit de jeunes racines.

Dans ce cas au moins, il suffisait donc d'une sorte d'impulsion donnée aux embryons par l'infestation primitive pour que le développement puisse se poursuivre d'une manière autonome. J'ai déjà dit que les Orchidées adultes dans les serres, vivent communément avec des champignons trop peu actifs pour produire la germination de leurs graines. Ces deux cons-

tatations réunies suggèrent que les Orchidées, à mesure qu'elles se développent, ont de moins en moins besoin d'être stimulées par leurs champignons. Et cependant l'impulsion initiale que la première infestation donne aux embryons est absolument nécessaire : aucune graine de *Vanda* ne germait, en effet, sans champignons dans les conditions où j'ai cultivé des plantules et, de même, les semis ne réussissent pas dans les serres où les Orchidées hébergent des champignons trop atténués.

Afin de savoir si mes plantules de *Vanda* seraient indéfiniment à l'abri d'une infestation secondaire, j'ai contaminé un des tubes sans champignons où se trouvait une de ces plantules avec le mycélium O de *Rhizoctonia lanuginosa*. Au bout de trois mois seulement, sans que la plantule paraisse prête à mourir, son protocorme a changé de teinte ; j'ai constaté alors qu'il était envahi dans presque toute l'étendue de sa région ventrale. Il y avait donc eu à la longue une infestation secondaire, qui d'ailleurs s'étendait dans une région nettement séparée de la région infestée primitive par du tissu sain (fig. 10, Pl. IV). Cette infestation secondaire avait pu en vérité être rendue plus facile par quelque blessure faite à la plantule quand je l'avais transportée d'un tube dans un autre ; on ne doit pas considérer comme certain qu'elle se serait produite sans ce repiquage. Quoi qu'il en soit, elle n'avait pas eu d'effet nocif immédiat et en ce sens les choses se présentaient tout autrement que dans le cas des Catléyées cultivées avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*. D'ailleurs, pour cette plantule de *Vanda*, dans l'infestation secondaire comme dans l'infestation primitive, il y avait eu formation normale de pelotons, digérés çà et là. A tous points de vue donc, les plantules de *Vanda* se montrent capables d'une longue résistance au *Rhizoctonia lanuginosa*.

Pour la plantule dont je viens de parler, l'infestation secondaire s'était produite d'une façon tardive, et elle n'a pas eu d'effet appréciable sur le développement. Il est fort probable que, pour la plantule anormalement tubérisée obtenue dans mes première expériences et représentée dans la figure 7 (Pl. IV), une semblable infestation secondaire s'était produite plus tôt et avait eu des résultats plus appréciables. Le protocorme de cette plantule était en effet infesté dans toute sa région ventrale,

jusqu'à la base des bourgeons, comme celui de la plantule représentée dans la figure 10 (Pl. IV); selon toute vraisemblance, dans ce cas comme dans tous les autres, l'infestation primitive avait provoqué le premier développement et la fasciation et c'est à l'infestation secondaire qu'était due l'excessive tubérisation du protocorme.

CHAPITRE V

IMMUNITÉ, SYMBIOSE, MALADIE

Je chercherai dans ce chapitre à me placer au point de vue le plus large de la pathologie pour comprendre comment s'établissent ou se règlent en général les rapports entre Orchidées et Rhizoctones. Ces rapports sont divers, comme on vient de le voir, mais il n'y a pas lieu de séparer absolument les cas d'immunité, de symbiose ou de maladie ; ces cas s'enchaînent et c'est leur comparaison qui permet au mieux l'analyse des moyens d'attaque des champignons ou des moyens de défense des plantules. Afin de sérier les questions, je m'attacherai à suivre le sort des champignons dans la vie commune, en notant les circonstances successives qui favorisent ou contrarient d'abord leur pénétration et ensuite leur développement dans les plantules.

§ 1. — Pénétration des champignons.

La pénétration de Rhizoctones dans une Orchidée se fait toujours par certaines cellules superficielles, localisées dans un nombre restreint de *régions de passage*. Ces cellules ne sont d'ailleurs vulnérables que pendant un certain temps, et il se crée sans cesse de nouvelles régions de passage à mesure que le développement de la plante se poursuit. Chez les Orchidées que j'ai étudiées, la première région de passage est constituée par les cellules du suspenseur voisines de son point d'attache (Cattléyées, *Cymbidium*, *Odontoglossum*) ou par les cellules du pôle de l'embryon où le suspenseur s'attachait (*Bletilla*, *Phalænopsis*, *Vanda*). La base des poils absorbant, des plantules, peut avoir

dans la suite un rôle analogue. Plus tard enfin la pénétration ne peut plus se faire que par les racines, ou plus exactement par une certaine partie de chaque racine, située un peu en arrière de la région de grande croissance.

Ces régions de passage, au moins celles des deux premières catégories que j'étudierai spécialement, ont un double privilège : elles peuvent d'une part attirer les champignons et, d'autre part, elles n'opposent qu'une faible résistance à leur pénétration.

L'attraction des champignons par le suspenseur des embryons ou par les poils absorbants des plantules est évidente dans les cas où du mycélium vient s'appliquer exclusivement contre ces régions, sans d'ailleurs arriver de suite à franchir le passage. Le suspenseur des *Odontoglossum*, comme je l'ai dit précédemment, peut ainsi attirer du mycélium atténué de *Rhizoctonia repens* sans en être immédiatement pénétré; de même le *Rhizoctonia mucoroïdes* est attiré par la base des poils absorbants du *Bletilla hyacinthina* ou des Cattléyées bien avant le moment où il pourra infester les plantules (fig. 12, Pl. IV). Il est infiniment probable qu'une attraction semblable doit aussi s'exercer dans le cas où la pénétration du mycélium par les régions de passage se fait plus rapidement. Cependant, cette attraction ne doit se faire sentir qu'à une faible distance. Lorsqu'on suit en effet le développement d'un mycélium sur une surface de gélose où sont semées depuis quelque temps les graines que ce mycélium doit infester, aucune orientation nette des filaments n'indique une attraction à grande distance ; les filaments seuls qui arrivent d'eux-mêmes presque au contact des graines doivent être attirés ; mais comme les Rhizoctones forment à la surface des milieux nutritifs un voile presque continu, le rapprochement nécessaire pour que l'attraction s'exerce se produit toujours assez rapidement.

Il est intéressant de remarquer que les régions de passage sont précisément les régions superficielles les plus perméables, ayant le rôle essentiel pour l'absorption ou plus généralement pour les échanges d'eau et de substances dissoutes entre la plante et le milieu extérieur. Treub [50] a montré que le suspenseur des embryons d'Orchidées sert à l'absorption des

aliments pendant le développement intraséminal, et il en est sans doute ainsi encore pendant les premiers temps de la vie libre. Le rôle des poils absorbants est connu et celui des portions jeunes de racines que les champignons infestent n'est pas plus douteux. On peut supposer que ces régions éminemment perméables sont capables d'excréter des substances solubles attractives pour les champignons qu'on sait sensibles à des actions chimiotropiques.

La faible résistance que les régions de passage opposent en général à la pénétration des Rhizoctones s'explique par deux raisons. A un premier point de vue on doit remarquer que le passage d'un champignon à travers une membrane cellulaire continue nécessite la digestion partielle de cette membrane. Cette digestion est plus ou moins facile, mais souvent possible pour les membranes limitantes des régions vulnérables ; elle est au contraire impossible pour la membrane épidermique cutinisée qui protège partout ailleurs la surface des jeunes plantules. J'ai souvent observé que les embryons ou les jeunes plantules qui meurent dans les semis et qui sont envahis complètement par du mycélium conservent leur forme extérieure, bien que tout leur squelette interne de cloisons cellulosiques soit détruit. Les Rhizoctones qui digèrent la cellulose, comme je l'ai dit au chapitre I, respectent au contraire la mince cuticule externe des plantules et celle-ci subsiste encore, alors que tous les tissus internes sont désorganisés. Dans ces conditions il faut penser que cette résistance de la cuticule est due uniquement à sa nature chimique, puisqu'elle subsiste, alors que les cellules épidermiques sont mortes depuis longtemps. Ce rôle protecteur des membranes cutinisées est d'ailleurs de connaissance banale.

A un second point de vue, il faut noter que la résistance des membranes paraît être le seul obstacle capable de s'opposer à la pénétration des cellules de passage, car ces cellules n'ont jamais la propriété de digérer les champignons qui les traversent. Dans le suspenseur, dans les poils ou dans les cellules situées juste au-dessous d'eux, dans les cellules superficielles des racines ou des rhizomes infestés, je n'ai jamais vu de digestion du mycélium. Les filaments qui ont traversé ces cellules, sans s'y pelotonner, gardent indéfiniment leur forme

primitive et c'est seulement dans les parties plus profondes du parenchyme qu'une réaction phagocytaire peut s'exercer, comme on le verra plus loin.

En somme, deux conditions seulement paraissent nécessaires pour qu'un champignon puisse infester une Orchidée : il faut qu'il soit attiré vers une région de passage et qu'il soit capable de perforer les membranes externes des cellules superficielles de cette région. Les Rhizoctones ne sont pas également aptes à s'accommoder de ces conditions. L'exemple le plus remarquable de leurs différences d'aptitudes individuelles m'a été fourni par l'étude des semis d'*Odontoglossum* inoculés avec des cultures diverses de *Rhizoctonia repens*. Comme on l'a vu (page 118) ce champignon à son état le plus atténué n'est même pas attiré vers les embryons ; à un degré d'atténuation moindre il y a attraction des filaments par le suspenseur, mais non perforation des membranes ; enfin, à un degré d'activité convenable, le mycélium se montre capable de pénétrer les embryons. Ainsi donc, l'attraction d'une part, la résistance des membranes de l'autre sont pour ainsi dire des propriétés électives. Si des embryons d'*Odontoglossum* se trouvaient sur un milieu où coexistent les divers champignons que je leur offrais isolément, ils pourraient faire un choix entre eux et se laisser pénétrer seulement par les plus actifs.

Cette faculté d'exercer un choix entre divers champignons, peut éventuellement limiter les risques auxquels les embryons d'Orchidées doivent être communément exposés quand ils rencontrent à la fois des champignons utiles ou nuisibles pour leur développement. Mais elle est assurément fort limitée ; elle doit dépendre de la nature des substances excrétées par les plantules, de la constitution de leurs membranes, de la sensibilité chimiotropique des champignons ou des propriétés de leurs diastases digestives ; elle n'implique nullement une assurance d'harmonie pour les associations qui peuvent se réaliser, car on voit fréquemment des embryons se laisser pénétrer dès le premier abord par des Rhizoctones incapables de vivre en symbiose avec eux.

La suite de ce paragraphe apportera quelques précisions sur ce sujet ; pour en continuer l'analyse il devient nécessaire

d'envisager séparément ce qui se passe pour chacune des régions vulnérables. Si ces régions se ressemblent en effet par les traits généraux que j'ai fixés ici, elles ont cependant pour remplir leur fonction des aptitudes différentes.

Infestation primaire. Vaccination.

La première infestation d'embryons d'Orchidées par des Rhizoctones capables de les pénétrer, se fait en général très rapidement, aussitôt après que le mycélium est arrivé au contact des graines. Mais cette infestation primaire une fois réalisée, même si elle doit s'étendre très peu, les cellules de passage situées au pôle postérieur de chaque embryon cessent d'être vulnérables. Il y a pour ainsi dire une immunité acquise qui persiste au moins jusqu'au moment où de nouvelles régions de passage se constituent. C'est, à ma connaissance, une loi générale.

On a vu (fig. 7, p. 46) que les embryons de *Bletilla*, semés avec le *Rhizoctonia repens* atténué, s'infestent aussitôt à leur pôle postérieur, mais restent ensuite indemnes jusqu'au moment où des poils développés sur la tigelle offrent de nouvelles portes d'entrée au mycélium. De même, les sphérules de Cattléyées inoculées avec des Rhizoctones atténués restent vivantes pendant plusieurs mois après avoir digéré le mycélium envahisseur et ne s'infestent plus (fig. 19, p. 119). De même encore, les plantules obtenues avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* actif (fig. 12, Pl. IV), acquièrent vis-à-vis de ce champignon une immunité qui persiste jusqu'au moment où du mycélium peut pénétrer secondairement par la base de poils.

Sans multiplier les exemples, je puis dire que je n'ai vu dans aucun cas deux infestations successives se faire par le suspenseur d'un même embryon. Non seulement d'ailleurs il n'y a aucun indice de pénétration renouvelée du champignon, mais même on ne constate pas d'accumulation de mycélium, au contact d'un suspenseur précédemment infesté. L'immunité acquise ne paraît donc pas tenir à une modification des membranes cellulaires qui deviendraient rebelles à la perforation ; elle doit résulter de ce que la région de passage une fois infestée perd ses propriétés attractives.

Dans tous les cas que je viens de rappeler, il s'agissait de plantules vivant sur une culture pure d'un seul champignon, qui acquéraient l'immunité par rapport à lui. Il était intéressant de savoir si un autre champignon pourrait infester ces plantules. Les expériences que j'ai faites à ce sujet tendent à prouver que l'immunité acquise a un caractère général.

A plusieurs reprises j'ai introduit des Rhizoctones actifs pour les Cattléyées dans des semis où des embryons de ces plantes, inoculés précédemment avec un mycélium atténué, restaient à l'état de sphérules après une première infestation limitée (fig. 19, p. 119). Les semis restaient stationnaires après cette seconde inoculation; les sphérules n'étaient pas plus infestées par leur suspenseur que par leurs jeunes poils et elles mouraient en définitive sans avoir évolué.

Des expériences de ce type m'ont permis de reconnaître que l'immunité devait être acquise presque aussitôt après la première infestation. Un semis de Cattléyée sur gélose étant préparé dans un tube, j'y ai semé d'une part un Rhizoctone atténué juste à la limite de la région occupée par les graines, et d'autre part un Rhizoctone actif à quelque distance de cette région, de façon que ce mycélium actif, qui se développait à peu près aussi vite que son concurrent, puisse seulement atteindre les graines un ou deux jours après leur infestation par le mycélium atténué. Dans ces conditions la présence du mycélium actif n'a eu aucun effet appréciable : les semis se sont comportés tout à fait comme des semis témoins inoculés uniquement avec le mycélium atténué (1).

Ces constatations montrent clairement que les embryons d'Orchidées ont des moyens bien imparfaits pour choisir le champignon qui les infestera ; dans une large mesure, ils sont à la merci du premier filament de Rhizoctone qui les rencontre et qui détermine leur sort d'une manière irrévocable. Un champignon actif, capable de symbiose avec un embryon, ne paraît pas sensiblement privilégié par rapport à un champignon

(1) Cette expérience a été faite en avril 1908, avec des semis de *Lælio-Cattleya*. Je me suis servi, comme mycélium atténué, du mycélium C′ et, comme mycélium actif, du mycélium C'_4 de *Rhizoctonia repens*. La différence d'activité entre ces champignons, mise en évidence par la figure 18 (page 102), était assez considérable pour qu'il n'y ait pas à craindre d'erreur d'appréciation.

atténué dont la pénétration aura pour effet de rendre tout développement impossible. Comme je l'ai dit dès le début de ce mémoire, la réalisation de la symbiose est surtout un effet du hasard; si les Orchidées ne produisaient pas chaque année d'innombrables semences, elles seraient vouées bientôt à la disparition.

La symbiose est une forme exceptionnelle et apparemment paradoxale de maladie infectieuse, mais qui n'échappe pas cependant aux lois communes de la pathologie. De même qu'une première atteinte bénigne d'une maladie infectieuse accidentelle peut préserver un être d'une atteinte plus redoutable, de même l'infestation par un champignon atténué peut « vacciner » un embryon d'Orchidée et prévenir l'infestation par un champignon plus actif. Mais, dans ce cas singulier, l'accoutumance aux parasites est devenue assez parfaite pour rendre la vaccination néfaste; l'infestation prolongée, qui entraînerait ailleurs un pronostic grave, permet seule ici le développement.

Entrée et sortie des champignons par les poils absorbants.

On a vu dans divers cas que les poils absorbants des plantules peuvent servir secondairement de porte d'entrée à du mycélium venant de l'extérieur. Un examen attentif des conditions du passage des champignons par les poils montre que l'infestation secondaire par cette voie est toujours difficile.

Il faut noter d'abord que l'attraction exercée par les poils sur les champignons extérieurs aux plantules est beaucoup plus élective que l'attraction exercée par la première région de passage. Par exemple, le *Rhizoctonia lanuginosa*, qui ne paraît pas du tout attiré par les poils absorbants des Cattléyées ou des Sarcanthinées, peut cependant sans difficulté infester les embryons de ces plantes par les points d'attache de leurs suspenseurs.

D'autre part, dans les cas même où des champignons sont attirés par les poils, ils n'arrivent à pénétrer les plantules que d'une façon irrégulière et tardive. L'axe hypocotylé des *Bletilla* cultivés avec le *Rhizoctonia repens* atténué produit des poils dès le début de son accroissement; cependant l'infestation secon-

daire ne se produit jamais qu'après plus de deux mois et seulement par de jeunes touffes de poils situées vers la partie supérieure de cet axe hypocotylé (fig. 7, page 46). De même, les plantules de Cattléyées cultivées avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* actif ne subissent l'infestation secondaire par ce champignon qu'après une notable résistance et elles meurent, comme on l'a vu, dès que le champignon arrive à pénétrer au-dessous d'une touffe de poils.

La difficulté des infestations secondaires, quand il y a attraction des champignons, s'explique par la résistance des membranes cellulaires qui séparent les poils du parenchyme sous-jacent. Les champignons en effet infestent toujours rapidement les poils eux-mêmes, mais mettent plus longtemps à pénétrer au-dessous d'eux. Les membranes extérieures des cellules adjacentes aux poils doivent subir une modification qui les rend réfractaires à la perforation, car, d'une part, elles se colorent souvent dans les préparations plus vivement que les autres membranes cellulaires et, d'autre part, en examinant des plantules mortes après invasion totale par des Rhizoctones, j'ai pu constater que ces membranes n'étaient pas digérées par le mycélium comme le sont les membranes cellulosiques (1).

Dans les cas que je viens de rappeler, l'infestation secondaire par les poils se produit longtemps après une infestation primaire peu étendue, quand les plantules sont affaiblies par une période de vie autonome. Il me paraît très vraisemblable que l'infestation secondaire par les poils est particulière à ces sortes de cas, mais ne se produit pas dans les conditions nor-

(1) Un exemple net de ce fait m'a été fourni par l'examen des plantules de *Vanda*, isolées d'abord sans champignons dans des tubes, comme j'ai dit à la fin du chapitre IV, et que j'avais ensuite essayé d'inoculer avec *Rhizoctonia repens* C'. Ces plantules ont présenté une immunité assez longue, car l'une d'elles, examinée un mois après l'inoculation du tube où elle se trouvait, n'était pas encore infestée. Cependant, au bout de trois mois, les plantules restantes ont été envahies complètement par le mycélium et sont mortes en se désorganisant. Le squelette cellulosique interne de ces plantules était complètement digéré, mais les membranes extérieures des cellules situées sous les touffes de poils restaient intactes et formaient comme de petits boucliers cloisonnés qui se distinguaient seuls dans les préparations. Dans ce cas encore, la plupart des touffes de poils n'avaient pas permis le passage des champignons, si tant est que l'infestation se fût faite en définitive par l'une d'entre elles, ce que je ne puis assurer.

males de la symbiose. Chez les plantules qui se développent régulièrement dans la symbiose, on voit assez souvent des poils infestés par le champignon, mais il doit s'agir alors de mycélium qui sort des plantules et non pas de mycélium qui y entre.

L'exemple très instructif des Cattléyées inoculées avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* actif met bien en évidence la double possibilité d'une sortie ou d'une entrée du mycélium par les poils. Au début, alors que le champignon entré par le suspenseur s'étend rapidement dans le corps des plantules, les jeunes poils sont communément pénétrés par du mycélium venant de l'intérieur (fig. 20, page 122). C'est seulement beaucoup plus tard, quand l'infestation primaire a cessé de s'étendre, que d'autres poils, plus récemment formés, peuvent laisser pénétrer du mycélium extérieur (fig. 12 et 13, Pl. IV), et le moment où cette pénétration s'effectue est facile à saisir, puisque l'infestation secondaire entraîne la mort des plantules.

Dans la symbiose, comme on l'a vu par de nombreux exemples, l'infestation n'est jamais enrayée avant que les protocormes aient achevé leur développement. En général, les jeunes poils ont le temps de s'accroître avant d'être atteints par le mycélium interne ; mais cependant ils l'attirent de bonne heure et le champignon, qui respecte toujours les cellules épidermiques, gagne au contraire plus ou moins tôt les cellules situées audessous des poils, puis les poils eux-mêmes (fig. 3, Pl. II). Il est assez logique de croire, d'après ce qu'on a vu pour l'infestation par le suspenseur, que les poils une fois infestés cessent d'exercer une action attractive sur le mycélium extérieur. En fait, je n'ai jamais vu d'indices d'une infestation répétée d'un même groupe de poils et le mycélium qu'on y voyait était toujours en continuité avec celui de la région infestée des plantules. Il semble donc que, dans la symbiose, le suspenseur soit la seule région de passage permettant l'entrée du mycélium pendant la phase de développement juvénile ; l'infestation d'un protocorme doit être en général uniquement attribuée au développement du premier filament mycélien qui a pénétré l'embryon.

Si d'ailleurs des moyens réguliers n'assuraient pas la sortie des champignons, comme leur entrée, on ne comprendrait pas qu'il puisse exister constamment dans la nature, à l'état libre,

des champignons assez actifs pour produire la germination des graines d'Orchidées ; l'activité des Rhizoctones disparaissant assez rapidement dans la vie autonome, les races actives libres doivent nécessairement provenir d'un mycélium récemment sorti de quelque Orchidée. Une étude attentive des modes d'infestation des racines de plantes adultes révélerait sans doute aussi l'existence de cellules de passage servant à la sortie du mycélium comme d'autres servent à son entrée. Dans le cas d'Orchidées comme le *Neottia Nidus-avis*, adaptées à l'infestation continue, il est vraisemblable que tout le mycélium interne provient du premier filament entré dans l'embryon ; les cellules superficielles que l'on voit parfois traversées par du mycélium doivent servir uniquement à sa sortie.

On voit, en résumé, que l'infestation primaire des embryons peut être réalisée presque indifféremment par un Rhizoctone ou un autre et que dans tous les cas elle a un effet vaccinant. Mais, avec les champignons mal adaptés à la vie commune, cet effet est temporaire et les plantules restent exposées à des infestations secondaires, souvent néfastes. Les champignons capables de symbiose produisent au contraire une vaccination plus parfaite et les plantules qu'ils infestent sont préservées d'une invasion secondaire pour longtemps ou pour toujours. En ce sens au moins, la symbiose est un état privilégié.

§ 2. — La Phagocytose.

La progression des champignons qui ont traversé les cellules de passage peut être enrayée par l'activité de cellules profondes, capables de digérer les filaments envahisseurs en laissant comme résidus les « corps de dégénérescence » bien connus qu'on trouve toujours en abondance dans les tissus infestés des Orchidées. Dans ce mémoire j'ai souvent parlé de « phagocytose » pour désigner l'action de ces cellules ; il importe ici de montrer que l'emploi de ce terme est des plus légitimes.

Le mot « phagocytose » éveille naturellement dans l'esprit la pensée des actes qu'accomplissent les cellules animales amœboïdes, capables de poursuivre, de capturer et de digérer les microorganismes. Mais déjà la faculté de poursuivre les enva-

hisseurs n'appartient pas à tous les phagocytes des animaux et, à côté des phagocytes mobiles, on distingue les phagocytes fixes, capables seulement de capturer les proies qui viennent à leur portée ; c'est le cas des grosses cellules de la pulpe splénique ou des cellules de la névroglie des Mammifères. Chez les cellules végétales limitées par des membranes rigides, la propriété de capturer les microorganismes par des mouvements propres doit forcément disparaître ; la digestion intracellulaire ne peut plus s'exercer que sur des organismes comme les champignons capables d'envahir les cellules par l'effet de leur propre croissance. Dans son sens étymologique même le mot « phagocytose » n'implique pas autre chose que la propriété essentielle de « digestion intracellulaire » ; on est en droit d'employer ce mot partout où cette propriété se retrouve.

Or la digestion intracellulaire des champignons dans les cas de symbiose est un fait bien connu, correctement interprété par divers auteurs depuis plus d'une dizaine d'années et étudié avec toute la précision désirable dans des mémoires plus récents. Malgré cela, le mot phagocytose est resté presque sans emploi dans la littérature botanique (1), et la notion qu'il puisse exister chez les plantes une fonction phagocytaire comparable à celle des animaux ne s'est pas répandue. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que Metchnikoff, en exposant sa théorie de l'immunité sous une forme des plus larges [**28**], n'ait cité aucun exemple de phagocytose ou d'immunité phagocytaire chez les plantes supérieures. La suite de ce paragraphe montrera que c'est là une lacune possible à combler.

Caractères et répartition des phagocytes.

Magnus [**27**] et Shibata [**47**] ont soigneusement étudié au point de vue histologique les phénomènes de digestion intracellulaire dans des cas de symbiose analogues à ceux qui m'occupent, ils ont en particulier signalé les déformations des noyaux

(1) Gallaud [**13**] a cependant expressément comparé la digestion intracellulaire des champignons de mycorhizes à une « phagocytose sur place » ; on trouvera dans son travail, ou dans une de mes publications antérieures [**4**], des références bibliographiques relatives à la question de la digestion des champignons dans les mycorhizes.

dans les cellules où s'accomplit cette digestion. Les faits que j'ai vus chez les Orchidées ne diffèrent pas essentiellement de ceux décrits par ces auteurs, comme le montreront les figures de ce mémoire. Je veux donc me borner à préciser une notion qui me paraît essentielle, celle de la spécialisation des cellules digestives.

La fonction phagocytaire chez les Orchidées n'est pas indifféremment dévolue à toutes les cellules infestées. J'ai déjà dit que les cellules de passage et un nombre plus ou moins grand de cellules voisines n'ont jamais la capacité de digérer les champignons. En général, toutes les cellules situées plus profondément dans le parenchyme des racines ou des plantules se montrent capables de digérer plus ou moins rapidement les endophytes. Dans quelques cas cependant, comme celui du *Neottia Nidus-avis* étudié par Magnus [**27**] et par moi-même [**4**], il persiste indéfiniment, dans toute l'étendue des régions infestées, des pelotons non digérés qui doivent mourir en définitive, mais sans s'être déformés (1).

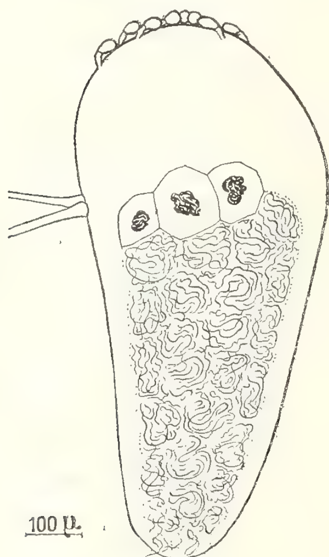


Fig. 23. — *Phalænopsis.* — Coupe optique dans une plantule inoculée depuis un mois avec le *Rhizoctonia lanuginosa.* — La région infestée par du mycélium non digéré est représentée conventionnellement; en avant d'elle, on voit trois phagocytes contenant des corps de dégénérescence.

Qu'elle soit fréquente ou rare, la capacité phagocytaire n'est donc pas générale, elle n'est pas nécessairement éveillée chez toute cellule infestée par la pénétration des champignons; elle dépend de la nature particulière de certaines cellules qu'il

(1) On remarquera en effet que si la dégénérescence des pelotons est un signe certain de leur mort, la mort peut cependant survenir en l'absence de digestion, pour des pelotons intracellulaires comme pour ceux qui se forment dans les cultures pures de Rhizoctones. Il s'en faut de beaucoup, comme on le verra dans la note III de l'Appendice, que tous les pelotons apparemment non digérés soient capables de développement.

paraît légitime de distinguer en les désignant sous le nom de « phagocytes ». Dans certains cas au moins ces phagocytes sont reconnaissables avant d'avoir à remplir leur rôle, par leur position ou par leurs caractères spéciaux. C'est ce que j'ai vu au mieux pour les jeunes plantules de *Phalænopsis* décrites au chapitre II et que je prendrai ici en exemple.

La localisation des premiers phagocytes dans les jeunes plantules de *Phalænopsis* est bien mise en évidence par les expériences d'inoculation avec le *Rhizoctonia lanuginosa* (page 131). Ce champignon, après avoir traversé la région de passage, progresse en formant des pelotons successifs, dans toute la partie postérieure de l'embryon. Cette infestation qui entraîne un développement rapide n'est gênée d'abord par aucune réaction phagocytaire : plusieurs mois après l'inoculation, quand les plantules ont depuis longtemps cessé de progresser, les pelotons formés dans la première région envahie ne sont encore nullement digérés. La phagocytose se produit seulement au moment où les champignons arrivent à envahir les cellules situées juste en arrière de la région de grande croissance. Les pelotons formés dans ces cellules sont presque immédiatement digérés (fig. 23) ; dès lors l'infestation cesse de s'étendre et les plantules restent stationnaires.

Dans la symbiose avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*, les choses vont d'abord de même : toute la région postérieure de l'embryon est d'abord infestée, sans phagocytose précoce ni tardive ; les premières digestions de pelotons s'observent seulement dans des phagocytes situés comme ceux qui se montraient capables d'enrayer l'infestation par le *Rhizoctonia lanuginosa* (fig. 5, Pl. III). Mais cette fois, avant que les phagocytes aient achevé leur œuvre, le mycélium envahit les cellules situées en avant d'eux et le régime ainsi établi continue dès lors pendant tout le temps que dure la croissance du protocorme. A chaque moment on peut distinguer en avant de la zone infestée une rangée de phagocytes encore indemnes, mais reconnaissables à leurs noyaux multilobés (fig. 24). Dans les jeunes protocormes ces phagocytes occupent seulement la région médiane du parenchyme (fig. 5, Pl. III) ; plus tard, ils limitent la région infestée à la fois à sa partie antérieure et du côté dorsal. Ces phagocytes différenciés

d'avance sont seuls capables de digérer les champignons. Sur le côté ventral de la région infestée, où les cellules conservent un noyau sphérique de taille normale, les pelotons restent intacts, même dans les protocormes âgés.

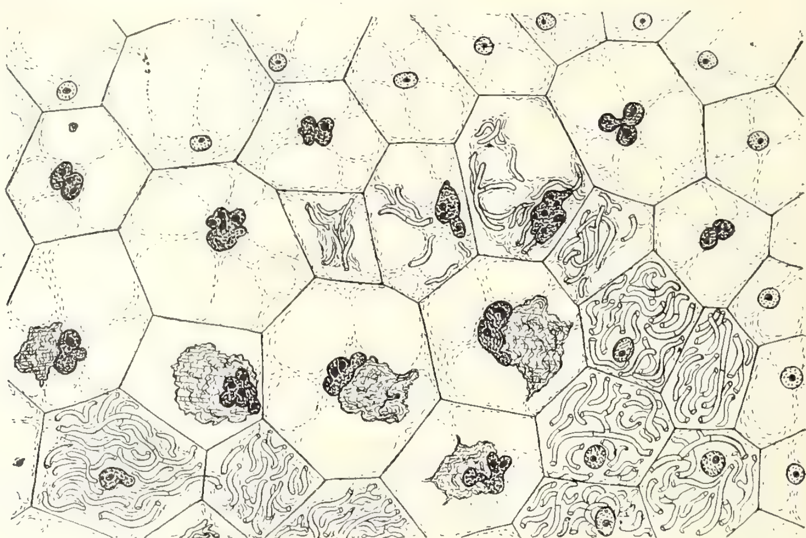


Fig. 24. — Partie antérieure de la région infestée dans un protocorme de *Phalænopsis*. Vers le haut, cellules encore indemnes dont plusieurs présentent déjà des noyaux déformés. — Au-dessous, différents stades de la digestion des pelotons mycéliens. — A droite, cellules situées vers la face ventrale du protocorme, ayant un noyau normal et incapables de phagocytose. La portion figurée est prise dans une coupe passant à peu près par le plan de symétrie d'un protocorme semblable à celui qui est représenté dans la figure 10 (pl. III). Gr. = 98.

Dans les protocormes presque complètement développés d'*Odontoglossum*, j'ai vu aussi des phagocytes à noyaux lobés, différenciés avant la pénétration des champignons ; ils s'observent moins nettement chez les jeunes plantules, mais les noyaux des cellules où une digestion se fera, se distinguent d'avance par leur hypertrophie (fig. 3, Pl. II). De même, chez les Cattléyées, les cellules situées au-dessous des poils gardent un noyau sphérique et peu volumineux, les noyaux des autres cellules du parenchyme interne, toutes capables de phagocytose, sont hypertrophiés ou, plus rarement, lobés avant la pénétration du mycélium.

Les déformations nucléaires caractéristiques des phagocytes, s'indiquent donc en général précocement, mais le plus souvent

elles s'exagèrent après l'infestation ; le cas des *Phalænopsis*, où la différenciation morphologique des phagocytes est parfaite avant qu'ils aient à remplir leur rôle, est un cas exceptionnel. En examinant les plantules de Cattléyées obtenues sans champignons par les procédés que je décrirai dans le prochain chapitre, j'ai vu que les cellules correspondant topographiquement aux phagocytes avaient communément un noyau hypertrophié et se distinguaient par là des cellules situées au-dessous des poils. L'hypertrophie des noyaux n'est donc pas nécessairement causée par la présence de champignons endophytes.

Il semble que chez les Orchidées, comme chez les animaux supérieurs où la phagocytose a été spécialement étudiée, il existe d'avance certaines cellules prédestinées à la fonction phagocytaire et prêtes à remplir leur rôle lorsqu'il se produit une infestation.

Rôle de la phagocytose.

Chez les végétaux, la phagocytose, de quelque nom qu'on l'ait désignée, a été observée presque uniquement dans des cas de symbiose. La préoccupation qu'ont eue communément les botanistes de chercher l'utilité de la symbiose pour la nutrition des plantes à mycorhizes, a retenti sur la compréhension du rôle de la digestion intracellulaire. Frank en particulier [**12**] a considéré la digestion des champignons comme un acte de nutrition essentiel pour la vie des plantes à mycorhizes endotrophes. Ces plantes « fongivores » seraient comparables aux plantes « insectivores » et se procureraient comme elles un aliment azoté sous une forme complexe et par un moyen très particulier. Récemment encore, Shibata [**47**] a soutenu cette théorie. A mon sens son intérêt essentiel est de montrer, par un exemple frappant, l'étrangeté des conceptions auxquelles on peut arriver dès qu'on perd de vue les rapports étroits de la symbiose et de la maladie.

D'une manière générale je n'ai constaté aucune relation entre la phagocytose, phénomène très constant dans mes expériences, et le développement des plantules, phénomène très variable suivant la nature ou l'activité des champignons. Le développement des embryons, dans les cas où il se produit normalement,

commence le plus souvent aussitôt après la pénétration des champignons et avant toute phagocytose. Les embryons de Cattléyées infestés par des Rhizoctones inactifs digèrent toujours complètement les filaments mycéliens (fig. 19, p. 119), et malgré cela ne se développent pas du tout. On verra d'ailleurs, dans le prochain chapitre, que ces embryons peuvent se développer sans champignons et sans qu'on ait à leur fournir d'aliments azotés sous des formes particulières. Les divers Rhizoctones hébergés par les Orchidées d'une façon temporaire ou permanente n'ont pas plus de rôle essentiel pour la nutrition de ces plantes que n'en ont pour la nutrition des hommes la foule des microorganismes saprophytes ou pathogènes dont les phagocytes du sang peuvent faire leur proie.

Au lieu de chercher à la phagocytose une signification à part chez les végétaux, il me semble plus profitable d'aborder l'étude de ce phénomène dans ce cas particulier avec des vues plus générales. Étant donné ce qu'on sait du rôle de la phagocytose dans l'immunité chez les animaux, il paraît tout indiqué de se demander si elle n'a pas chez les plantes un rôle analogue.

Au cours de mes expériences, j'ai vu souvent l'infestation primaire de jeunes plantules être rapidement enrayée par la phagocytose. Il en était ainsi pour les *Bletilla* avec le *Rhizoctonia repens* atténué (fig. 7, E, page 45), pour les Cattléyées ou les *Odontoglossum* avec des Rhictozones inactifs (fig. 19, page 119), pour les Cattléyées avec le mycélium actif de *Rhizoctonia mucoroïdes* (fig. 12, Pl. IV), pour les *Phalænopsis* et *Vanda* avec le *Rhizoctonia lanuginosa* (fig. 23, page 150; fig. 9, Pl. IV). Dans tous ces cas, la marche des phénomènes était essentiellement la même : après la pénétration du mycélium, l'infestation s'étendait dans la région postérieure de l'embryon, mais les pelotons étaient rapidement digérés, au moins en avant de la région infestée; les plantules restaient dès lors à l'abri d'une infestation nouvelle pendant un temps plus ou moins prolongé et gardaient les apparences de la santé. Le lecteur qui se reportera aux figures relatives à ces divers cas acquerra l'impression que la digestion intracellulaire avait là un rôle essentiel pour limiter l'infestation. La phagocytose peut donc être un moyen de défense efficace, capable à lui seul d'assurer l'immu-

nité quand les cellules de passage ont laissé pénétrer le mycélium.

Dans tous les cas au contraire où de jeunes Orchidées périssent rapidement par suite d'une infestation, la phagocytose n'entre plus en scène, ou ne joue du moins qu'un rôle effacé. Les sphérules âgées de Cattléyées qui succombent à la suite de l'infestation primaire par le *Rhizoctonia mucoroïdes* actif (page 124) ou les plantules qui subissent l'invasion secondaire mortelle de ce champignon (fig 13, Pl. IV) se laissent envahir rapidement sans digérer de mycélium. Il en est de même pour les jeunes Sarcanthinées tuées par le *Rhizoctonia repens* ou le *Rhizoctonia mucoroïdes* inactifs, qui présentent une réaction phagocytaire nulle ou très imparfaite, comme je l'ai dit au chapitre IV (page 120).

Si l'on se bornait à comparer ces deux catégories de cas extrêmes, il pourrait sembler que la phagocytose a un rôle prépondérant pour assurer l'immunité. Mais entre le cas de l'infestation bénigne, bientôt enrayée par la digestion des champignons dans les phagocytes et le cas de l'infestation rapidement mortelle avec phagocytose insignifiante, il y a le cas intermédiaire de la symbiose où la phagocytose s'exerce sans arrêter la progression des champignons et où cependant les plantes ne succombent pas. L'étude de la symbiose est particulièrement instructive au point de vue où je me place : elle tend, comme on va voir, à montrer que la digestion intracellulaire des Rhizoctones n'est pas la dernière ni la plus essentielle ressource des Orchidées pour se défendre contre ces envahisseurs.

§ 3. — L'immunité dans la Symbiose.

L'impuissance de la réaction phagocytaire est un des caractères les plus nets qui différencient la symbiose des états voisins. Tandis que les phagocytes d'une jeune plantule de *Phalænopsis*, dans l'association anormale avec le *Rhizoctonia lanuginosa*, arrêtent précocement la progression du mycélium (fig. 23, page 150), ils ne suffisent pas au contraire, dans la symbiose, à empêcher la progression du *Rhizoctonia mucoroïdes*, bien qu'ils soient capables de le digérer (fig. 5, Pl. III). De même encore, dans la symbiose des Cattléyées avec le *Rhizoctonia*

repens, la phagocytose s'exerce mais n'enraye pas l'infestation (fig. 11, Pl. IV) qu'elle peut au contraire limiter de bonne heure dans le cas d'association anormale avec le *Rhizoctonia mucoroïdes* (fig. 12, Pl. IV). Dans le développement normal des Orchidées il est de règle ainsi que l'infestation progresse plus ou moins longtemps, malgré la phagocytose, et cet état des choses arrive à durer toute la vie dans le cas d'Orchidées, comme le *Neottia Nidus-avis*, parfaitement adaptées à la symbiose continue.

Malgré cette impuissance de la phagocytose, il persiste bien dans la symbiose une certaine immunité, puisque les champignons ne parviennent jamais à infester les sommets végétatifs et qu'en définitive la plante arrive à produire des tiges, des fleurs, des fruits et des graines indemnes. C'est là, pour ainsi dire, une forme ultime de l'immunité, dans laquelle la plante doit mettre en œuvre tous ses moyens de défense pour préserver ses tissus essentiels. Puisque la phagocytose n'est plus alors un moyen efficace, il faut bien qu'il en existe un autre; on doit le découvrir en cherchant les raisons qui obligent pour ainsi dire les champignons à régler leur marche sur la marche même du développement des plantules.

Quand on examine de jeunes protocormes d'Orchidées en voie de développement (voir, par exemple, la fig. 3, Pl. II), on constate qu'à chaque moment les champignons arrivent seulement à envahir les cellules qui ont achevé leur croissance, en arrière du méristème ; ils s'y pelotonnent sans en sortir jusqu'au moment où les progrès de la croissance de cellules situées plus avant permettent l'accomplissement d'une nouvelle étape. C'est grâce à ce pelotonnement que les Rhizoctones peuvent s'accroître continûment sans atteindre les méristèmes. En fait, dans tous les cas d'infestations mortelles que j'ai précédemment cités, les champignons abandonnaient tôt ou tard ce mode de végétation ; dès lors les filaments, s'accroissant en tous sens et plus ou moins en droite ligne, envahissaient indifféremment tous les tissus. La clef du problème de l'immunité dans la symbiose doit être dans la découverte des conditions qui déterminent la formation des pelotons mycéliens.

Pendant longtemps j'ai attaché peu d'importance à ce fait du

pelotonnement des Rhizoctones; il me semblait que c'était là un mode de végétation imposé à ces champignons par la vie dans des cellules de dimensions restreintes. En réalité, cette conception mécanique du phénomène n'est pas du tout satisfaisante. D'une part, en effet, j'ai dit au chapitre I que des pelotons peuvent se former dans les cultures pures de Rhizoctones, rarement il est vrai, mais dans des conditions où aucun obstacle ne s'oppose à la croissance. D'autre part, dans les infestations mortelles, on voit des Rhizoctones traverser les cellulles sans y former de pelotons, comme si les membranes n'offraient aucune résistance appréciable. Enfin, quand on observe de jeunes pelotons en voie de formation, on voit souvent qu'ils ne sont pas appliqués contre les parois des cellules.

Le pelotonnement est un des modes de végétation possibles pour les Rhizoctones; il est rarement adopté par eux dans la vie libre, mais il leur est au contraire continûment et régulièrement imposé dans la symbiose. Puisque la structure cellulaire des plantes n'est pas la cause mécanique de cet état des choses, on ne voit guère pour l'expliquer que des raisons physico-chimiques. Il doit s'agir là d'un phénomène lié à la nature de la sève intracellulaire des plantules et c'est sans doute, en définitive, grâce à une propriété « humorale » que les Orchidées peuvent imposer à leurs hôtes un mode de végétation capable de ralentir et de régler leur envahissement.

Ainsi envisagé, ce cas se rattache à une catégorie de faits bien connus dans un autre domaine. On sait que beaucoup de Bactéries peuvent vivre dans le sérum d'animaux vaccinés contre elles, mais le plus souvent elles y adoptent un mode anormal de végétation : au lieu de donner, par exemple, des éléments isolés, ces bactéries se réunissent en chaînes, en amas ou, en un mot, s'*agglutinent*. Depuis plus de quinze ans l'étude de ces propriétés agglutinatives des sérums chez les animaux immunisés est devenue un des objets les plus intéressants de la pathologie animale (1); il a été dans la pensée de beaucoup de savants qu'elles avaient un rap-

(1) Les simples remarques que j'ai à faire ici ne me paraissent pas impliquer la nécessité de références bibliographiques complètes. On trouvera dans le chapitre IX du livre de Metchnikoff [28] une première mise au point de la question de l'agglutination dans l'immunité acquise.

port plus ou moins direct avec l'immunité acquise par vaccination.

Chez les Orchidées au moins il semble que la propriété d'agglutiner les filaments de Rhizoctones en pelotons ait un rôle prépondérant dans l'immunité ; c'est grâce à elle que l'infestation paraît se régulariser dans la symbiose ; d'ailleurs, même dans le cas d'infestations bénignes, la phagocytose ne s'opère qu'après l'agglutination.

Il n'est pas étonnant qu'on rencontre ainsi chez les Orchidées la capacité d'agglutiner les Rhizoctones avec lesquels elles vivent depuis un nombre immense de générations, alors qu'on voit les sérums d'animaux acquérir fréquemment une propriété analogue après une seule inoculation préparatoire de Bactéries. L'immunité qui s'observe dans la symbiose a tous les droits d'être classée parmi les formes les plus parfaites de cette *immunité acquise* où l'agglutination des microbes est un épisode presque constant.

Le lecteur qui se reportera à l'ouvrage [**28**] où Metchnikoff a résumé ses vues sur les mécanismes de l'immunité animale sera, je pense, frappé du parallélisme existant entre les faits qui y sont exposés et ceux que j'ai tenté de préciser ici.

Dans tous les cas de maladies infectieuses bénignes dont un animal peut se guérir spontanément dès la première atteinte, l'action digestive directe des phagocytes sur les microorganismes qu'ils englobent peut suffire à expliquer l'immunité. Mais si l'on passe de ces cas d'*immunité naturelle* aux cas d'*immunité acquise* par vaccination, les difficultés que rencontre la théorie phagocytaire de l'immunité deviennent plus considérables. Les propriétés humorales entrent alors en ligne de compte, et si l'on veut conserver aux phagocytes le rôle le plus important, on doit admettre qu'ils agissent souvent d'une manière indirecte en fournissant aux sérums des substances défensives.

Chez les Orchidées, la phagocytose occupe le premier plan de la scène tant qu'il s'agit de la défense contre des Rhizoctones mal adaptés à leurs hôtes et capables seulement de produire des infestations restreintes. C'est pour ainsi dire un cas d'immunité naturelle. Dans la symbiose, le tableau change et la phagocytose se trouve reléguée au second plan. Mais il reste en vérité

possible que l'agglutination des champignons en pelotons soit due à des sécrétions des phagocytes qui diffuseraient dans tout le corps de la plante. Si cela est, les Orchidées posséderaient bien une seule catégorie de cellules spécialement adaptées à la fonction défensive contre les envahisseurs.

On ne me prêtera pas la prétention de résoudre les questions que j'ai posées ici ; leur solution définitive dépendra de nouvelles recherches expérimentales. Mais j'aurai atteint mon but provisoire, si j'ai montré que la symbiose et la maladie infectieuse sont bien des phénomènes comparables et que l'étude des plantes à mycorhizes pourrait utilement contribuer à éclairer quelques problèmes essentiels de la pathologie générale.

CHAPITRE VI

CONDITIONS ÉQUIVALENTES A LA SYMBIOSE

L'étude du développement des Orchidées dans ses rapports avec l'infestation montre que l'action des champignons se fait toujours sentir à une certaine distance des régions envahies par eux. Les champignons pénètrent seulement des cellules dont la croissance est achevée et dont la taille ou la forme ne se modifient plus sensiblement ensuite ; mais l'infestation entraîne une activité nouvelle des méristèmes, une croissance rapide de cellules embryonnaires ou de poils absorbants, c'est-à-dire la modification de tissus non infestés.

La constatation de cette *action à distance* porte à penser que l'infestation de certaines régions limitées des plantules a pour conséquence une modification générale des propriétés physico-chimiques de leur sève, qui peut retentir sur tous les tissus. Pour découvrir la nature de cette modification, il faudrait d'abord définir exactement dans chaque cas les conséquences immédiates ou, si l'on veut, les premiers symptômes de l'infestation, puis chercher, en dehors de toute action de champignons, quels facteurs physico-chimiques peuvent entraîner les mêmes conséquences.

L'objet principal de ce chapitre sera de commenter les expériences que j'ai faites dans cette voie pour le *Bletilla hyacin-*

thina et pour les Cattléyées. Quelques considérations générales préliminaires seront utiles pour orienter le lecteur dans la compréhensions des faits que j'aurai à exposer.

§ 1. — Les modes de croissance et leurs conditions déterminantes.

Quand on compare des semis de *Bletilla hyacinthina* faits sans champignons sur des milieux nutritifs dilués et des semis inoculés avec un mycélium moyennement actif de *Rhizoctonia repens*, on ne voit guère de différences au début entre la végétation des uns et des autres. Mais à partir du moment où le champignon pénètre l'axe hypocotylé ou les entre-nœuds des plantules cultivées avec lui, la croissance de ces plantules semble recevoir comme un coup de fouet et les plantules infestées prennent rapidement de l'avance sur les plantules aseptiques. Dans ces conditions, d'ailleurs, le mode de croissance ne change pas; les plantules cultivées avec le champignon gardent, au moins tout d'abord, la même forme élancée et grêle que leurs congénères. Il est bien clair dans ce cas, comme je me suis attaché à le montrer ailleurs [**6**], que les champignons ont comme effet à peu près unique au début d'accélérer la croissance en longueur des plantules.

On a vu dans le présent mémoire que l'inoculation des embryons de *Bletilla* par du mycélium très actif de *Rhizoctonia repens* non seulement accélère la croissance des plantules, mais encore change son mode, puisque l'axe hypocotylé et les entre-nœuds suivants s'allongent relativement peu, mais s'épaississent d'une manière beaucoup plus considérable. Un processus de *croissance par épaississement*, ou, si l'on veut, de tubérisation, se substitue donc ici à un processus d'*élongation*. On peut dire encore que la croissance, d'abord uniquement longitudinale, est devenue transversale.

Chez les Cattléyées qui se développent à peine sur les milieux dilués en l'absence de champignons ou avec des champignons atténués, l'infestation des embryons par du mycélium actif de *Rhizoctonia repens* est aussi suivie d'une véritable crise de croissance. Les poils absorbants qui restaient courts sur les sphé-

rules s'allongent rapidement bien avant que le mycélium les atteigne, et le corps de l'embryon commence à s'élargir pour prendre d'abord la forme d'une toupie et plus tard celle d'un disque ; la croissance transversale qui entraîne cet épaississement est devenue seule possible et elle est particulièrement précoce.

Il semble, d'après l'examen de ces cas, que l'accélération de la croissance des plantules d'abord et la substitution de l'épaississement à l'élongation ensuite, aient été les premiers symptômes entraînés par l'infestation chez les Orchidées primitives en voie d'adaptation à la symbiose. Pour comprendre le mode d'action des champignons, il paraît donc indiqué de rechercher en général les conditions qui influent sur l'activité de la croissance ou qui peuvent changer son mode.

Il faut remarquer tout d'abord que les phénomènes d'élongation ou d'épaississement, chez les plantules dont je m'occupe, correspondent à deux modes contrastants de croissance des cellules.

L'allongement des entre-nœuds chez les plantules grêles de *Bletilla* est essentiellement dû, comme l'accroissement des tiges grêles en général, à l'élongation dans le sens longitudinal des cellules de l'entre-nœud, qui gardent ensuite une forme très allongée. Au contraire, dans les plantules épaissies de *Bletilla* ou surtout dans les jeunes plantules de Cattléyées, les cellules du parenchyme restent relativement courtes, mais s'accroissent de bonne heure dans le sens transversal ; ces cellules subissent plus tard des recloisonnements, mais en définitive les protocormes tubérisés restent formés de cellules à peu près isodiamétriques, accrues au moins autant en largeur qu'en longueur.

Ces deux modes différents de croissance cellulaire doivent être expressément distingués. Il se retrouvent dans un grand nombre de cas. Si l'on compare, par exemple, un tubercule de pomme de terre à une tige normale de la même plante, on verra aisément que l'épaississement du tubercule correspond à une croissance transversale des cellules de son parenchyme, tandis que l'élongation des rameaux ou des stolons grêles concorde avec une croissance longitudinale des cellules. Le même contraste s'observe communément quand on compare des rhizomes ou des

bulbes épaissis à des parties homologues de constitution normale. Sous sa forme élémentaire, le contraste entre les deux modes de croissance par élongation ou par épaississement peut s'observer chez des algues comme les *Ulothrix* ou les *Stigeoclonium* qui sont capables de former soit des filaments à cellules toutes allongées, soit des massifs « palmelloïdes » épaissis, constitués par des cellules isodiamétriques.

En dehors de mes expériences, divers documents bibliographiques permettent d'acquérir une idée des conditions qui déterminent la substitution de la croissance transversale à la croissance longitudinale. Ces conditions paraissent analogues dans des cas fort divers, et cela permet sans doute de traiter la question sous une forme générale. Je le tenterai ici, en me limitant cependant à rappeler les faits les plus clairs ou les mieux connus de moi.

Les recherches les plus instructives parce qu'elles sont les plus complètes et parce qu'elles se rapportent au cas le plus simple, ont été faites par Livingston, qui a étudié les conditions dans lesquelles une algue du genre *Stigeoclonium* prend la forme filamenteuse (croissance longitudinale) ou la forme palmelloïde (croissance transversale).

Tout d'abord [**23**] Livingston a fait des cultures comparatives dans des solutions de même composition chimique, mais de concentration variable, c'est-à-dire différant uniquement par leurs propriétés physiques (pression osmotique, température de congélation, etc.) Ces expériences ont montré que l'on peut obtenir le passage de la forme filamenteuse à la forme palmelloïde par un simple accroissement de la concentration des solutions; le passage inverse de la forme palmelloïde à la forme filamenteuse pouvant être obtenu aussi bien par une diminution de la concentration. Des variations de la concentration peuvent donc à elles seules entraîner le passage d'un mode de croissance à l'autre.

L'auteur de ces recherches a cependant reconnu [**24**] que la nature chimique des substances dissoutes n'est pas indifférente au résultat ; à côté des actions physiques, il faut distinguer des actions chimiques spécifiques. Pour obtenir des résultats comparables avec les cultures de *Stigeoclonium*, on doit par exemple

atteindre une pression osmotique plus élevée avec des solutions sucrées qu'avec des solutions salines. Ces solutions salines elles-mêmes, suivant la nature des sels employés, ont des actions spécifiques diverses [**25**].

Une autre série d'expériences [**26**] a montré qu'un simple abaissement de la tempat ure peut entraîner des effets comparables à ceux produits par une élévation de la concentration. Ainsi, à une température de 6 degrés, la forme palmelloïde peut être obtenue dans des solutions où la forme filamenteuse réapparaît si l'on expose les cultures à la température du laboratoire.

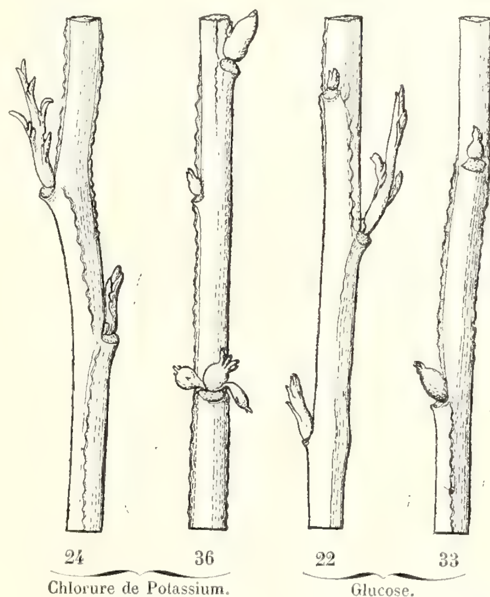


Fig. 25. — Développement des bourgeons latéraux, en rameaux ou en tubercules, sur des tiges de Pommes de terre bouturées dans des solutions de Chlorure de Potassium ou de Glucose, aux concentrations indiquées par les nombres 24, 36, 22, 33. Ces concentrations sont appréciées comme il est dit dans la note I de l'Appendice.

J'ai fait, il y a quelques années [**5**], des expériences analogues avec des tiges de Pomme de terre coupées que je laissais vivre en les trempant par leur base dans des solutions diversement concentrées, jusqu'à ce que leurs bourgeons latéraux se soient développés en rameaux ou en petits tubercules. En opérant avec une même substance dissoute (glycérine, glucose, saccharose ou chlorure de potassium), on constate toujours qu'au-dessus d'une certaine concentration critique il se forme des tubercules, tandis que pour les concentrations plus faibles il se développe régulièrement des rameaux. Il y a donc dans ce cas aussi une influence manifeste de la concentration des solutions employées sur le mode de croissance, quelle que soit la nature des substances dissoutes.

Il est assez malaisé de déterminer avec précision les concentrations critiques pour les diverses solutions. J'ai cependant pu reconnaître que les points de congélation des solutions critiques pour le glucose d'une part et le chlorure de potassium d'autre part, différaient au plus de 1/10 de degré. Je reproduis dans la figure 25 l'aspect des boutures cultivées dans les solutions des deux substances qui s'approchaient le plus de la concentration critique en deçà ou en delà.

Malgré cette isotonie approximative entre des solutions de nature différente qui produisent des résultats comparables, il me paraît probable que des expériences plus précises ou plus complètes mettraient en évidence des actions spécifiques diverses pour des solutions de nature différente. J. Laurent [**21**] a observé des actions de ce genre dans des cas évidemment analogues à celui qui m'occupe ici (1).

Pour compléter le parallélisme entre les résultats d'expériences faites sur les plantes supérieures et de celles faites avec une algue, il y a lieu de rappeler que Vöchting [**54**] a montré qu'on provoquait la formation prématurée de tubercules non seulement en cultivant des Pommes de terre en sol sec, ce qui est sans doute un moyen d'augmenter la concentration de leur sève, mais encore en élevant ces plantes à la plus basse température possible, ce qui correspond aux observations de Livingston sur le *Stigeoclonium*.

Les conditions physiques ou chimiques qui peuvent déterminer le passage de la croissance par élongation à la croissance par épaississement paraissent, d'après ces exemples, être assez diverses. Cette diversité tient sans doute à ce que l'action de certaines de ces conditions est indirecte. Il est possible, par exemple, que l'élévation de la pression osmotique d'un liquide

(1) Molliard [**29**] a montré de même que les tubercules de Radis se forment en culture pure sur des milieux glucosés; il tire d'ailleurs de ses études la conclusion que, à l'état naturel, la quantité de sucre fournie par la photosynthèse suffit à expliquer la tubérisation, sans qu'il y ait action de microorganismes. J'ai dit dans l'introduction de ce mémoire que l'état vivace pouvait éventuellement persister chez des plantes affranchies de la symbiose. Il n'est pas étonnant que cela s'observe chez des races de plantes cultivées, soumises à une sélection qui vise à maintenir la tubérisation. Il serait intéressant de savoir si ce caractère resterait indéfiniment stable, dans des conditions normales de culture, sans microorganismes et sans sélection.

qui baigne des cellules provoque la mise en liberté dans le suc cellulaire de substances chimiques jusque-là combinées et ayant sur la croissance une action spécifique.

Sans trancher cette question, je me suis demandé si l'action des champignons sur les Orchidées ne pouvait pas se ramener à quelqu'un des types simples d'actions physico-chimiques que je viens d'examiner. Les expériences dont je vais maintenant rendre compte ont montré en particulier qu'on pouvait suppléer à l'action des champignons endophytes sur les embryons par une élévation de la concentration des milieux de culture.

§ 2. — Germination d'Orchidées sans champignons.

Bletilla hyacinthina.

J'ai indiqué dans le chapitre III (Expérience V, page 105) les conditions dans lesquelles j'ai fait des semis de *Bletilla*, pour comparer à la fois l'action de champignons diversement actifs et, pour les cultures sans champignons, l'action de solutions plus ou moins concentrées. Il me suffira donc ici de résumer les constatations faites à ce second point de vue, en priant le lecteur d'examiner les figures de la planche I qui reproduisent les résultats obtenus.

Avec les solutions les plus diluées que j'ai employées (concentration 1) (1) la croissance des plantules cultivées sans champignons était très lente, et à la fin de l'expérience, les plantules les plus avancées ne montraient encore que trois feuilles (fig. 1 A, Pl. I). Dans l'expérience en question, la lenteur de leur croissance avait été d'ailleurs particulièrement remarquable, à tel point que le mode de croissance pourrait ne pas paraître parfaitement caractérisé. Dans plusieurs cultures faites les années précédentes à des concentrations de même ordre de grandeur, mais sans doute avec des graines plus mûres ou dans des conditions de température ou d'éclairement plus favorables, j'avais obtenu sans champignons des plantules plus développées (fig. 7, D, page 46) qui étaient uniformément grêles, à entre-

(1) Les concentrations sont appréciées comme il est dit dans la note I de l'Appendice.

nœuds allongés, c'est-à-dire qui présentaient le mode typique de croissance par élongation.

A la concentration 2, la croissance des plantules a été beaucoup plus rapide, mais s'est faite encore par élongation (fig. 2 A, Pl. I) ; on remarquera que les plantules obtenues, même les plus avancées, ne montraient aucune ébauche de racine à la fin de l'expérience.

A la concentration 4 et mieux encore à la concentration 6, le développement des plantules a été beaucoup plus rapide, mais le mode de croissance a évidemment changé : la plupart des plantules présentaient un protocorme épaissi et des entre-nœuds courts (fig. 4 A et 6 A, Pl. I). A ce mode de croissance correspondait d'ailleurs une apparition plus précoce de la première racine qui s'insérait généralement sur le second entre-nœud.

Le lecteur qui voudra bien comparer les plantules obtenues sans champignons à ces concentrations de plus en plus élevées, à celles qui se sont développées à une même concentration, avec des champignons de plus en plus actifs (fig. 2 C, 2 C′, 2 C'_3, Pl. I) pourra aisément se convaincre du parallélisme étroit qui existe entre les deux séries de cultures. *L'accroissement de concentration des solutions, pour les plantules élevées sans champignons entraîne les mêmes résultats que l'accroissement d'activité des champignons pour les plantules soumises à la symbiose.*

Cattléyées.

A diverses reprises j'ai semé comparativement des Cattléyées sur de la gélose ou du coton hydrophile imbibés avec des solutions de concentrations diverses, obtenues en diluant plus ou moins une décoction initiale de salep, additionnée ou non de saccharose. Les résultats de ces expériences ont été uniformes et concordants avec ceux que je viens d'indiquer pour les semis de *Bletilla*.

Avec les solutions diluées (de concentration inférieure à 2) qui m'ont servi communément pour les semis des Cattléyées, les embryons se développent toujours très peu et ne dépassent jamais l'état de « sphérule », dont j'ai donné au chapitre II les

caractéristiques. Avec des solutions notablement plus concentrées, le développement sans champignons va beaucoup plus loin. Il est toujours beaucoup plus lent que dans les cultures inoculées avec des champignons actifs et il est tout aussi irrégulier. Mais on peut en définitive obtenir sans champignons des plantules d'apparence tout à fait normale. L'augmentation de la concentration du milieu de culture peut donc suppléer dans ce cas encore à l'action des champignons.

Je donne les résultats de deux séries d'expériences, en commençant par les plus instructives, qui étaient les dernières en date.

Expérience VI.

En janvier 1907 j'ai fait une série de semis avec des graines de *Cattleya*, sur des plaques de coton hydrophile imbibées d'une même solution prise à des états de concentration variables. J'avais préparé pour cela une décoction de salep à 30 p. 1000 additionnée de 20 p. 100 de saccharose. La concentration de cette solution était 138. Par dilutions successives j'ai préparé, pour les divers semis, des solutions dont les concentrations étaient :

2,1 — 4,2 — 8,5 — 17 — 25,5 — **34** — 51 — **68** (1).

Après le semis des graines, j'ai laissé l'expérience se poursuivre trois mois et demi. Il s'est produit une évaporation assez notable qui a dû augmenter la concentration du liquide dans chaque tube. J'ai mesuré les températures de congélation des solutions contenues dans divers tubes à la fin de l'expérience; de ces mesures on pouvait déduire que les concentrations finales correspondantes aux précédentes étaient exprimées par les nombres :

3 — 6 — **12** — **24** — 34 — **44** — 66 — 88.

Dans cette expérience, de durée relativement courte, les

(1) Les nombres soulignés ont été déterminés directement en mesurant le point de congélation des solutions correspondantes et adoptant la convention indiquée dans la note I de l'Appendice. Les autres nombres sont calculés en supposant que la température de congélation est proportionnelle au degré de dilution, ce qui est approximativement exact.

embryons des graines s'étaient assez peu développés, mais beaucoup mieux cependant dans certains tubes que dans d'autres. La comparaison directe des semis montrait que le développement s'était fait de mieux en mieux pour des concentrations initiales de plus en plus fortes, jusqu'à la concentration 25,5, correspondant à peu près à l'optimum. Pour les concentrations supérieures à 25,5 le développement devenait de moins en moins bon.

Pour traduire précisément ces faits, j'ai représenté graphi-

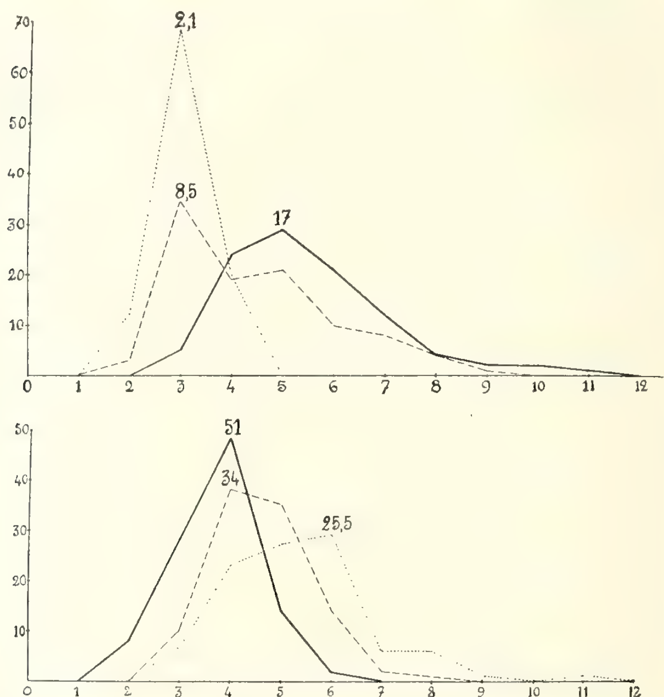


Fig. 26. — Polygones représentatifs, relatifs à des semis de *Cattleya* faits à diverses concentrations. — En haut, pour les concentrations 2,1, 8,5, 17. — En bas, pour les concentrations 25,5, 34, 51. Voir les explications données dans le texte.

quement les résultats de statistiques que j'ai faites par la méthode suivante :

Les embryons récoltés dans un même tube sont répartis sur le fond d'une petite cuvette de verre quadrillée placée sous l'objectif du microscope ; on mesure au moyen d'un micromètre oculaire le diamètre transversal, ou, si l'on veut, l'épaisseur de chacun d'eux ; le nombre ainsi obtenu est pris comme

indice du degré de développement de l'embryon (1). La même mesure étant faite pour cent embryons choisis au hasard parmi ceux du semis, il devient facile de construire un polygone représentatif du degré de développement des embryons de ce semis. On marque pour cela sur une ligne horizontale les points correspondants aux nombres qui expriment les diamètres des embryons et en chacun de ces points on élève une verticale de longueur proportionnelle au nombre des embryons ayant le diamètre en question. En joignant les sommets de ces verticales, on obtient une ligne représentant l'état de développement du semis étudié. Quelques-unes de ces lignes polygonales, relatives à l'expérience dont je parle, sont reproduites dans la figure 26.

Dans l'expérience actuelle, le développement des embryons était toujours peu considérable, mais d'apparence normale. Je me suis assuré qu'un mycélium actif de *Rhizoctonia repens*, inoculé à un semis fait avec la solution la plus diluée, produisait en moins d'un mois un développement moyen plus considérable que celui obtenu en trois mois et demi, sans champignon, à la concentration la plus favorable.

Expérience VII.

En février 1906 j'avais fait une série de semis avec des graines de *Lælia* sur de la gélose imbibée d'eau distillée ou de décoctions de salep aux concentrations :

0,5 — 1 — 1,5 — 3 — 4,5 — 6 — 9 — 12.

L'échelle des concentrations étant moins étendue que dans l'expérience VI, les résultats ont été, à certains points de vue, moins instructifs, mais l'expérience a été plus prolongée et le développement des embryons plus considérable.

La culture a été poursuivie pendant sept mois. A la fin de l'expérience la gélose des divers tubes était notablement rétractée. La concentration finale, que je n'ai pas évaluée exactement,

(1) Le diamètre transversal réel correspondant à un nombre n serait : $\frac{1000 \times n}{16}\ \mu$.

devait être pour chaque tube au moins double de la concentration initiale.

Aux basses concentrations, le développement des embryons était faible, mais assez régulier. Aux concentrations de plus en

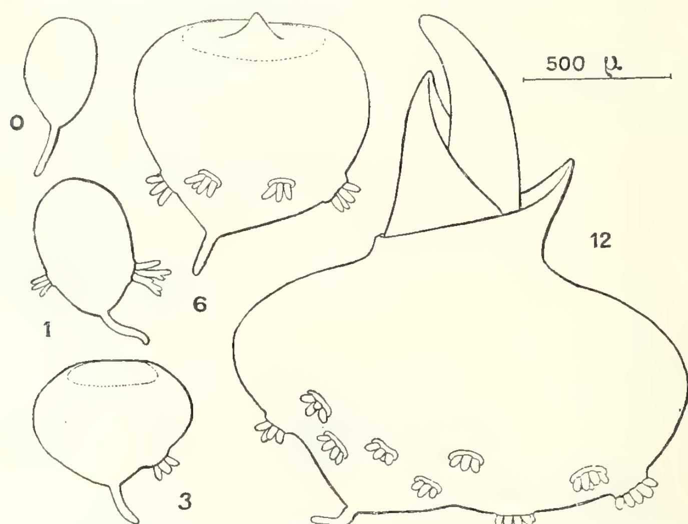


Fig. 27. — *Lælia.* — Croquis de plantules obtenues en sept mois, sans champignons, aux concentrations 0, 1, 3, 6 et 12.

plus grandes on observait des plantules de mieux en mieux développées, mais le développement devenait plus irrégulier. J'ai représenté dans la figure 27 quelques-unes des plantules obtenues à diverses concentrations et je résume les notes prises sur cette expérience qui permettront d'apprécier ses résultats.

Concentration O. — Embryons tous vivants, verts, assez peu gonflés pour ne pas déchirer le tégument de la graine. Aucun ne présente de poils absorbants différenciés (fig. 27, O).

Concentrations 0,5, 1 et *1,5.* — Embryons tous vivants et verts, ovoïdes, gonflés jusqu'à distendre fortement le tégument ; on y voit communément une ou plusieurs touffes de poils différenciés mais non accrus (fig. 27,1).

Concentrations 3 et *4,5.* — Embryons tous vivants, présentant pour la plupart un élargissement très net de la partie antérieure, qui leur donne la forme « en toupie » caractéristique des jeunes tubercules embryonnaires (fig. 27,3).

Concentration 6. — La plupart des embryons sont compara-

bles à ceux des semis précédents. Six d'entre eux, sur une centaine, sont manifestement plus développés et ont différencié leur bourgeon terminal (fig. 27, 6).

Concentration 9. — 72 embryons, restés à l'état de jeunes tubercules embryonnaires sans bourgeon terminal différencié, sont bruns et morts. Les autres sont encore verts et vivants, 106 à l'état de tubercules embryonnaires sans bourgeon terminal, 14 avec un bourgeon terminal visible.

Concentration 12. — 50 embryons à l'état de jeunes tubercules embryonnaires plus ou moins développés sont morts. Les autres sont encore verts, 55 à l'état de tubercules embryonnaires sans bourgeon terminal visible, 4 beaucoup plus développés, dont le plus avancé (fig. 27, 12) dépasse considérablement l'état atteint par les plantules des semis précédents.

Des graines semées comme témoins à la concentration 1,5, inoculées avec le mycélium C′ de *Rhizoctonia repens*, ont donné en sept mois des plantules dont les plus avancées avaient quatre feuilles et deux racines. Le développement obtenu par cette action d'un champignon était donc beaucoup plus rapide, dans ce cas encore, que le développement par action de solutions concentrées.

D'autres expériences m'ont montré que le développement des Cattléyées sans champignons pouvait être poussé plus loin encore que dans l'expérience précédente; on le verra tout à l'heure.

Bien que je n'aie pas fait d'essais comparatifs assez suivis pour qu'ils vaillent d'être rapportés sur d'autres graines que celles de *Bletilla* ou de Cattléyées, j'ai eu l'occasion d'observer, par la culture prolongée au contact de solutions concentrées, des débuts de développement très notables pour les embryons de divers *Odontoglossum* et *Phalænopsis*. L'influence favorable d'une élévation de concentration du milieu de culture pour produire le développement autonome d'embryons d'Orchidées doit donc être assez générale.

Adaptation a la concentration.

Quand on sème des graines d'une Cattléyée sur des milieux de plus en plus concentrés, on arrive à atteindre une limite

supérieure de concentration au-dessus de laquelle aucune graine ne germe plus. Je n'ai pas déterminé avec précision cette limite, mais elle devait être au voisinage de la concentration 100 pour les décoctions de salep sucrées que j'employais (1). Les embryons semés sur du coton imbibé de solutions qui dépassaient cette concentration verdissaient encore dans les premiers jours, mais ne tardaient pas à mourir en prenant une teinte brune.

Il est cependant possible de faire supporter à des plantules des concentrations de cet ordre de grandeur ou des concentrations plus fortes, mais il faut les y habituer d'une manière progressive. Dans mes expériences cette adaptation progressive à des concentrations croissantes a généralement été réalisée dans une certaine mesure, par suite de l'évaporation d'une partie de l'eau des solutions employées, au cours de l'expérience.

Si l'action d'une solution convenablement concentrée supplée de prime abord à l'action d'un champignon, on peut penser que l'élévation graduelle de la concentration au cours de la culture supplée à l'exaltation progressive d'activité qui résulte pour les champignons de la symbiose prolongée. Dans cet ordre d'idées, on doit s'attendre à ce qu'une élévation exceptionnellement grande de la concentration soit une condition équivalente à la symbiose avec des champignons d'activité exceptionnelle.

A plusieurs reprises il m'est arrivé de garder au laboratoire des semis de Cattléyées, faits sans champignons, jusqu'au moment où presque tout le liquide contenu initialement dans les tubes de culture s'était évaporé. Dans ces conditions la mortalité restait généralement faible ; cependant la solution qui restait finalement au contact des plantules devait atteindre un très haut degré de concentration. Je mentionne ici le plus intéressant des cas de ce genre qu'il m'ait été donné d'observer.

Un semis de *Lælia* avait été fait en mai 1906 sur du coton imbibé d'une décoction à 4 p. 100 de salep additionnée de

(1) Pour le *Bletilla hyacinthina* la limite supérieure de concentration doit être au voisinage de 12. On voit que cette Orchidée, adaptée à vivre avec des champignons moins actifs que ceux des Cattléyées, supporte aussi des concentrations moins fortes.

3 p. 100 de saccharose. Le tube de culture contenant ce semis a été gardé jusqu'en janvier 1908, c'est-à-dire environ 20 mois. Au bout de ce temps, la plaque de coton portant les graines était durcie et apparemment presque sèche ; la solution, réduite à moins du dixième de son volume initial, était devenue assez sirupeuse pour ne plus s'écouler quand on retournait le tube de culture ; elle atteignait certainement un degré de concentration supérieur à 200 (1).

Malgré cette élévation considérable de la concentration, quatre plantules seulement étaient mortes, à l'état de jeunes tubercules embryonnaires ; les autres, au nombre d'une cinquantaine, étaient encore bien vivantes, toutes avec des feuilles, quelques-unes avec des racines. Ces plantules survivantes avaient un aspect assez anormal, le limbe des feuilles était relativement réduit et d'un vert intense, les tubercules embryonnaires étaient volumineux et présentaient souvent une forme irrégulière. Une de ces plantules (fig. 28) montrait deux bourgeons insérés directement sur le protocorme. Cette anomalie est assurément très rare, je n'en ai pas vu d'autre exemple dans tout le cours de mes expériences sur les Cattléyées ; la plantule qui la présentait peut être comparée soit aux plantules monstrueuses de *Vanda* que j'ai décrites au chapitre IV, soit aux plantules normales d'*Eulophidium maculatum*, qui produisent précocément plusieurs bourgeons.

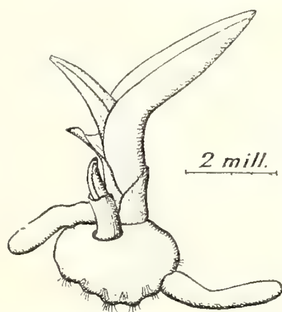


Fig. 28. — *Lælia.* — Plantule anormale obtenue par la culture sans champignons, à une haute concentration.

Il est à présumer que des essais systématiques pour acclimater de jeunes Orchidées à de hautes concentration fourniraient

(1) Je n'avais pas mesuré la concentration initiale, mais on peut déduire des mesures faites pour les solutions employées dans l'expérience V qu'une solution à 0,5 p. 100 de salep et 3,3 p. 100 de saccharose a un degré de concentration égal à 23. La solution en question ici n'avait pas au début une concentration très différente. Mes tubes de culture contenant initialement 12 à 14 centimètres cubes de liquide, celui dont je m'occupe renfermait à la fin moins d'un centimètre cube; la concentration initiale était donc plus que décuplée, même si l'on veut tenir compte de la faible quantité de sucre qui avait pu être absorbée par les plantules.

dans plus d'un cas des anomalies comparables à celles que j'ai observées dans les associations anormales.

§ 3. — Mécanisme de l'action des champignons endophytes.

J'ai montré dans le premier paragraphe de ce chapitre, en prenant des exemples en dehors des Orchidées, que les cellules capables soit d'élongation, soit d'épaississement, adoptaient le second de ces modes de croissance dès qu'elles étaient exposées à l'action de solutions assez concentrées. Il n'est pas étonnant que les cellules d'un embryon de *Bletilla* réagissent à une élévation de la concentration du milieu de culture comme les cellules d'un filament de *Stigeoclonium* ou comme les cellules d'un bourgeon de Pomme de terre. On peut concevoir aussi que les embryons de Cattléyées, dont l'accroissement se fait surtout par épaississement, se développent seulement au-dessus d'une certaine limite de concentration. Mais comment se fait-il que l'infestation entraîne, pour ces embryons d'Orchidées, une réaction comparable à celle produite en l'absence de champignons par une haute concentration du milieu de culture?

Je remarque d'abord, à un point de vue théorique, que les champignons, ou plus généralement les microorganismes qui vivent dans une solution nutritive, doivent être fréquemment capables d'augmenter le degré de concentration ou, si l'on veut, la pression osmotique de cette solution. On sait, en effet, que beaucoup de microorganismes sécrètent des diastases digestives capables de produire la dislocation de molécules complexes en un nombre plus grand de molécules simples. Le résultat de ces dislocations peut être en définitive une augmentation du nombre des molécules libres dans un volume donné de solution, c'est-à-dire une augmentation de la concentration ou de la pression osmotique.

J'ai constaté que les Rhizoctones d'Orchidées ont un effet de ce genre sur certaines des solutions convenables à leur culture. Je m'en suis assuré, en particulier, pour des solutions de salep additionnées de saccharose, par plusieurs séries de mesures dont je donne ici un exemple.

De gros tubes de culture contenant chacun 30 centimètres cubes d'une décoction à 1 p. 100 de salep additionnée de 5 p. 100 de saccharose ont été stérilisés puis placés à l'étuve à 27°, les uns sans champignons, les autres après ensemencement de divers Rhizoctones. Au bout de 25 jours j'ai déterminé pour tous les tubes le volume de liquide restant et la température de congélation. Les résultats de ces mesures sont les suivants :

	Volume final du liquide.	Température de congélation.	Concentration.
	c. c.		
Solution stérile...........	24	— 0°,38	38
— avec *R. lanuginosa*...	24	— 0°,43	43
— avec *R. repens*......	25	— 0°,55	55
— avec *R. mucoroïdes*..	24	— 0°,64	64

L'examen de ces chiffres montre que la présence des Rhizoctones entraîne une augmentation très notable de concentration de la solution employée. Cette augmentation ne tient pas à l'évaporation, qui a été sensiblement la même pour tous les tubes. Il est vraisemblable qu'elle est due surtout à une inversion partielle du saccharose, car les décoctions de salep pur, comme je l'ai constaté par d'autres mesures, ne présentent pas de variations notables de concentration quand on y cultive des Rhizoctones d'Orchidées (1).

Les constatations que je viens de faire peuvent permettre de comprendre le mode d'action des Rhizoctones sur les embryons d'Orchidées. Si ces champignons sont capables d'augmenter la concentration de solutions où ils vivent, par suite d'actions digestives, il est vraisemblable qu'ils peuvent agir de même dans les tissus des Orchidées et augmenter le degré de concentration de la sève des plantules où ils ont pénétré (2). L'action

(1) On remarquera que la plupart de mes semis d'Orchidées ont été faits sur des milieux imbibés de décoctions très diluées de salep. L'inoculation des champignons ne pouvait entraîner que des variations insensibles de la concentration de ces milieux de culture. La germination des graines, quand elle se produisait, était donc bien due directement à l'action des champignons sur les embryons qu'ils infestaient et non pas à une augmentation de la concentation du milieu de culture.

(2) Dans quelques cas du moins l'existence d'actions digestives consécutives à l'infestation de jeunes Orchidées n'est pas douteuse. Magnus [**27**], comme moi-même [**4**], a signalé la disparition de l'amidon dans les cellules de *Neottia Nidus-avis* pénétrées par le champignon endophyte. Cette liquéfaction de

des champignons se ramènerait ainsi directement à celle des solutions concentrées.

On aurait une image simple du mécanisme d'une semblable action en supposant qu'on introduise dans une culture de *Stigeoclonium* un champignon capable d'augmenter le degré de concentration de la solution nutritive. Les cellules de l'algue pourraient réagir à cette élévation de la concentration du liquide qui les baigne en changeant de mode de croissance, et cela même si le champignon et l'algue n'entraient pas en contact. De même dans une plantule d'Orchidée, l'infestation d'une région limitée pourrait avoir pour conséquence un accroissement de concentration de la sève dont les effets se feraient sentir même pour des cellules non infestées par le champignon.

C'est là du moins une manière de voir qui coordonne provisoirement les faits connus. Je la propose sans lui attribuer une valeur exclusive. J'ai eu soin d'indiquer au début de ce chapitre que des conditions diverses peuvent avoir des actions comparables sur les phénomènes de la croissance cellulaire.

§ 4. — **Éventualité d'un retour à la vie autonome.**

Dans les conditions expérimentales où je me suis placé, il a été relativement facile de faire germer des Orchidées sans champignons, et il semble bien qu'il faudrait seulement du temps et quelques soins pour prolonger leur culture dans ces conditions. A tout prendre, étant donnée la difficulté d'obtenir ou de conserver des Rhizoctones actifs, il n'était pas plus facile de réaliser pour ces jeunes Orchidées les conditions de la symbiose. Après cette constatation, il peut paraître étrange que les Orchidées n'adoptent pas communément la vie autonome dans la nature et restent très généralement soumises à la symbiose, malgré les conditions très diverses que peuvent

l'amidon est bien un des phénomènes qui peuvent augmenter la proportion des substances dissoutes dans le suc cellulaire et secondairement dans la sève extracellulaire, et ce n'est sans doute là qu'un type d'action digestive particulièrement facile à déceler. Il faut retenir d'ailleurs que les embryons d'Orchidées ne sont pas toujours absolument incapables de digérer leurs réserves en l'absence de champignons. On a vu, par exemple, au chapitre III que la digestion de l'amidon peut se faire dans les embryons de *Cymbidium* avant toute infestation.

rencontrer leurs innombrables graines, exceptionnellement bien adaptées à la dissémination. Il y a là un paradoxe apparent qui prête à des commentaires instructifs.

On remarquera d'abord que la technique suivie dans mes expériences pour faire germer des Orchidées sans champignons est seulement applicable grâce à l'emploi des méthodes de culture pasteuriennes. Il serait tout à fait illusoire d'espérer faire germer des graines d'Orchidées sur un sol non stérilisé qu'on arroserait avec des solutions relativement concentrées de salep ou de sucre. Le régime créé par cet arrosage serait avant tout favorable à la foule des microorganismes du compost, qui prendraient un développement rapide au détriment des graines, capables seulement d'un développement très lent. Divers essais de ce genre, entrepris sur mon conseil par des amateurs d'Orchidées, ont abouti, comme il fallait s'y attendre, à la destruction rapide des semis. Les Orchidées peuvent germer par l'action de solutions de matières organiques non toxiques, mais c'est à la condition expresse qu'elles soient mises par les procédés pasteuriens à l'abri de la lutte pour l'existence qui est la loi naturelle.

On pourrait tenter en vérité d'élever la concentration par l'emploi de solutions salines qui seraient moins favorables au pullulement des moisissures et des microbes; mais dans cette voie de recherches, on rencontrerait bientôt un autre ordre de difficultés, car les solutions salines, dès que leur concentration est un peu élevée, deviennent en général rapidement toxiques. Si tant est qu'on puisse instituer une méthode pratique de culture des Orchidées en l'absence de champignons, cela nécessitera des recherches attentives et des conditions très spéciales. Il devient moins étonnant si l'on songe à cela que de semblables conditions n'aient pas été communément réalisées dans la nature. Mais cependant la possibilité subsiste qu'elles se réalisent parfois; les expériences rapportées dans ce chapitre gardent, à mon sens, un intérêt essentiel par le fait qu'elles suggèrent cette possibilité.

Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut donner aucun exemple d'une Orchidée ayant germé sans champignons dans la nature ou dans les serres ; la symbiose est la règle

commune au début de la vie. Il semble cependant que certaines Orchidées, ou plus généralement certaines plantes communément infestées par des champignons, puissent s'affranchir de la symbiose dans une certaine mesure, au moins à l'état adulte.

D'après Johow [19] une Orchidée holosaprophyte, le *Wulschlægelia aphylla*, peut être tout à fait dépourvue de champignons. J'ai vu un *Psilotum triquetrum* provenant des serres du Muséum d'histoire naturelle dont la griffe souterraine était indemne de toute infestation ; or il s'agit là encore d'une plante communément soumise à la symbiose et qui y paraît hautement adaptée. Des Ficaires, des *Arum* ordinairement infestés peuvent végéter plusieurs années sans champignons, comme Gallaud [**13**] l'a observé. On pourrait sans peine multiplier ces exemples.

Dans une certaine mesure d'ailleurs, on peut considérer que beaucoup d'Orchidées cultivées en serre sont en voie de s'affranchir de la symbiose ; leurs racines sont généralement infestées, mais on n'y trouve le plus souvent que des champignons peu actifs, comme je l'ai dit au chapitre III. Les soins horticoles doivent ici suppléer dans une certaine mesure au défaut d'activité des champignons et permettre le maintien d'un état de chose anormal.

Il est donc logique de penser que dans des conditions rarement réalisées, même pour les Orchidées les plus hautement adaptées à la symbiose, le retour à la vie autonome peut éventuellement se produire. Mes expériences donnent un exemple précis d'un semblable affranchissement, elles peuvent faire prévoir ses nécessités et ses conséquences.

Pour réussir à faire germer une Cattléyée sans champignons, il faut, par un moyen ou un autre, réaliser une condition de culture nouvelle, équivalente à la symbiose et capable d'entraîner les mêmes résultats. Dans cette condition nouvelle l'affranchissement est possible, mais la plante se développe cependant suivant son mode habituel. Même si l'on admet, comme je l'ai soutenu ici, que la symbiose est un facteur essentiel de l'évolution, une condition qui a pu modifier le développement, on ne doit pas s'attendre à ce que la vie autonome entraîne, dès sa réalisation, des variations considérables et brusques.

Mais si nous imaginons pour un instant qu'on cultive une

espèce d'Orchidée sans champignons, pendant le cours de plusieurs générations successives, il n'est pas assuré qu'on n'offrira pas ainsi des possibilités nouvelles à l'évolution de cette espèce.

L'action des champignons a ceci de particulier qu'elle s'exagère pour ainsi dire automatiquement pendant le cours de la symbiose. Si une graine arrive à germer avec un champignon d'activité faible, cette activité doit forcément s'accroître au cours de la vie commune, comme je l'ai montré précédemment, et la jeune plante devra ainsi subir une action de plus en plus énergique de la part de son hôte. Dans la vie autonome les choses ne se passeraient pas nécessairement ainsi. Les conditions qui peuvent se substituer à la symbiose, comme par exemple un degré relativement élevé de concentration du milieu de culture, sont indépendantes de la plante, extérieures à elle pour ainsi dire et peu capables de se modifier par son action. Une graine qui aurait germé sur un milieu concentré ne donnerait pas fatalement une plantule adaptée à des concentrations de plus en plus hautes, et j'ai vu au contraire qu'on pouvait transporter sans dommage des plantules obtenues à haute concentration sur des milieux plus dilués. Le retour à la vie autonome se serait accompli au début dans des conditions forcément assez spéciales, mais rien d'essentiel ne paraîtrait plus imposer le maintien indéfini de ces conditions. On concevrait qu'avec le temps la race d'Orchidées autonomes que j'imagine puisse s'adapter à des conditions de vie plus banales, au prix de certaines transformations.

Pour concevoir en général le rôle qu'a pu avoir la symbiose dans l'évolution des plantes, il faut arriver à penser que l'association avec des champignons a été un épisode transitoire dans l'histoire des races végétales. Mais cet épisode est sans doute essentiel pour comprendre l'évolution de ces races dans le cours des temps.

APPENDICE

NOTE I

Milieux de culture, leur concentration.

Pour préparer les tubes de culture, je me suis presque exclusivement servi de décoctions de salep. L'emploi du salep comme matière nutritive était tout indiqué, ce produit étant obtenu par la pulvérisation de bulbes d'Ophrydées desséchés. Le salep pulvérisé est vendu communément par les pharmaciens ; d'après les échantillons divers que j'ai examinés, c'est un produit assez variable. Celui que j'ai employé avait toujours la même origine.

Voici la méthode suivie pour préparer une décoction claire de salep. On dilue 60 grammes de salep dans deux litres d'eau (1), de façon à éviter la production de grumeaux ; on laisse macérer à froid pendant vingt-quatre heures, puis on chauffe pendant une heure dans l'autoclave à 120°. Au sortir de l'autoclave on a soin d'ajouter un poids d'eau tiède égal au poids d'eau évaporée, qu'il est facile d'apprécier en pesant le ballon chauffé avant et après son passage à l'autoclave. La décoction encore tiède est mise dans un vase à décantation; on en sépare le lendemain la partie supérieure, qui doit être limpide, de consistance un peu sirupeuse et d'une couleur ambrée. Cette décoction limpide à 30 p. 1000 ne peut être conservée qu'après une nouvelle stérilisation. Au moment de l'emploi pour la préparation d'un milieu de culture, on la dilue, de la manière voulue, par adjonction d'eau.

L'appréciation du degré de concentration des décoctions employées pour les cultures a une assez grande importance, comme on l'a vu dans le chapitre VI. J'ai cherché à apprécier la valeur absolue de cette concentration en déterminant la température de congélation des solutions nutritives employées, par les moyens usuels de la cryoscopie. *Dans le cours de ce mémoire, la concentration de chaque solution est toujours exprimée par le nombre qui mesure, en centièmes de degré centigrade, l'abaissement au-dessous de zéro de la température de congélation.* Il serait facile, au moyen d'une formule connue, de déduire de chaque nombre ainsi donné la pression osmotique de la solution correspondante.

Je n'ai pas répété les mesures cryoscopiques pour chaque solution que je préparais, mais j'ai, une fois pour toutes, mesuré les tempé-

(1) Cette proportion de 30 p. 1000 est la plus convenable. Exceptionnellement j'ai préparé une décoction à 40 p. 1000, mais c'est à peu près la limite extrême possible ; les décoctions plus riches en salep sont très visqueuses et se décantent mal.

ratures de congélation de décoctions diversement diluées, au moment où je venais de les préparer pour leur emploi définitif. La température de congélation étant à très peu près proportionnelle à la dilution, un petit nombre de mesures suffisent pour calculer la température de congélation d'une solution de dilution quelconque.

Voici en définitive les concentrations de diverses décoctions de salep employées dans mes expériences.

Teneur en salep.	Température de congélation.	Concentration.
40 p. 1000..........	— 0°,12..........	12
30 —	— 0°,09..........	9
20 —	— 0°,06..........	6
15 —	»	4,5
13 —	»	4
10 —	»	3
7,5 —	»	2
5 —	»	1,5
3 —	»	1

Ces nombres sont approximatifs, non seulement par ce qu'il a pu y avoir de très légères différences dans la préparation des décoctions de salep faites à diverses dates, mais encore parce que la stérilisation des tubes après l'introduction du milieu de culture entraîne toujours l'évaporation d'une petite quantité d'eau. Il faut remarquer aussi qu'il y a toujours une évaporation notable dans le cours d'une expérience de longue durée ; la concentration finale serait plus élevée que la concentration initiale à laquelle les nombres donnés se rapportent. Comme je l'ai dit au chapitre VI, la vie des champignons sur ces décoctions de salep ne modifie pas sensiblement leur concentration.

Pour préparer les tubes où je devais faire des semis de graines, je me suis toujours servi de décoctions à la concentration 1 ou à une concentration très voisine, sauf dans les cas où une indication contraire est expressément donnée.

Le substratum choisi pour faire les semis a été variable. Tantôt je me suis servi de petites plaques de coton hydrophile appliquées sur la paroi des tubes de culture et trempant par le bas dans la décoction (fig. 12, page 64). C'est la méthode la plus convenable pour les *Cypripedium*, les *Phalænopsis*, les *Vanda*.

Tantôt j'ai ajouté à la décoction 12 p. 1000 de gélose, de façon à obtenir un milieu solide à surface libre inclinée par rapport à l'axe du tube (fig. 1, page 3). C'est la méthode la plus usuellement adoptée pour les semis de Cattléyées ou d'*Odontoglossum*.

Quelquefois enfin j'ai employé de petits parallélipipèdes taillés dans de la moelle de sureau, que je faisais bouillir avant leur emploi avec une décoction de la concentration voulue, de façon à bien les imbiber. Ce substratum m'a servi pour faire quelques semis de *Cymbidium* ou

de *Vanda;* d'après les constatations que j'ai faites, il n'est pas à recommander ; le coton ou la gélose restent à conseiller de préférence. J'ai essayé avec très peu de succès l'emploi du papier filtre ou de la porcelaine poreuse.

Pour la culture des champignons, je me suis servi ordinairement d'une décoction de concentration 3, rendue solide par adjonction de gélose. On peut aussi bien faire les cultures sur des morceaux de carotte ou sur divers milieux usuels dont j'ai employé quelques-uns dans la première année de mes expériences, mais non par la suite.

NOTE II

Semis purs de graines d'Orchidées.

L'essentiel pour faire des semis purs de graines est d'avoir des fruits mûrs, mais récoltés avant leur déhiscence. De semblables fruits m'ont été envoyés par des correspondants habitués à apprécier le degré de maturité des capsules. En ouvrant ces fruits on peut reconnaître qu'ils sont mûrs à ce que les graines sont détachées des placentas, isolées les unes des autres et à ce qu'elles ont pris leur couleur définitive.

Ayant un fruit en bon état, au bout d'une pince, on le trempe dans l'alcool, rapidement, simplement pour le mouiller, puis on fait brûler l'alcool à sa surface. Le fruit est alors déposé dans un cristallisoir stérile, on le sépare en deux coques avec un scalpel flambé. Une moitié étant prise avec une pince, on secoue rapidement les graines qu'elle contient dans un gros tube de verre stérilisé d'avance. En roulant le tube entre les doigts, on répartit les graines sur la paroi de verre où elles restent adhérentes.

Les graines peuvent être gardées, à sec et à l'obscurité, six mois ou plus quand il s'agit de Cattléyées, moins longtemps dans d'autres cas. A mesure des besoins on fait les semis définitifs en prenant les graines par petits lots sur une pelle de platine flambée et refroidie pour les semer sur la gélose ou sur le coton au salep dans les tubes de culture.

Quand on n'a pas de fruits en bon état les semis purs sont plus difficiles à obtenir. J'ai décrit autrefois [**6**] une méthode de séparation des graines sur gélose qui peut servir au besoin. Mais il vaut mieux avoir des fruits récoltés à point, auquel cas il n'y a aucune difficulté: sans plus de précautions que celles dont je viens de parler, on n'observe presque jamais de contamination des tubes.

La difficulté la plus sérieuse n'est pas de réaliser des semis purs, mais de les conserver ainsi. Mes expériences duraient toujours plusieurs mois, les plantules devaient être éclairées, il fallait aussi éviter une dessiccation trop rapide. Je plaçais mes tubes dans un compartiment isolé d'une petite serre, à une température de 15 à 25° et je maintenais toujours l'atmosphère un peu humide par des arrosages du sol et des parois de la serre. Dans ces conditions il arrive très souvent que le bou-

chon de coton qui ferme les tubes moisisse et que des Mucédinées diverses arrivent ainsi à pousser dans l'intérieur du tube et l'envahissent.

Tous mes tubes étaient stérilisés au four à flamber d'abord, avant l'introduction du milieu de culture, à l'autoclave ensuite. Malgré cela, ils moisissaient assez régulièrement au bout de quelques mois, dans mes premières expériences. L'emploi de petits capuchons de caoutchouc recouvrant l'ouverture des tubes et le coton ne remédiait pas à cet état de choses, bien au contraire. Les petits capuchons en papier d'étain valent mieux, mais guère. A la fin, j'ai eu recours, pour boucher mes tubes de culture, à du coton imprégné d'azotate d'argent et je m'en suis bien trouvé, mes cultures ayant pu souvent dès lors subsister un an et plus sans se contaminer.

On prépare au moment de l'emploi une solution alcoolique d'azotate d'argent, en mêlant 25 centimètres cubes d'une solution aqueuse à 10 p. 100 de ce sel avec 475 centimètres cubes d'alcool à 95°. On se sert de cette solution pour imbiber uniformément 100 grammes de coton. Le coton est ensuite mis à sécher à l'obscurité. Quand il est sec, on s'en sert pour boucher des tubes qu'on stérilise au four à flamber et qu'on garde dans un placard sec. Le chauffage fait prendre au coton une couleur brun violacé. Les tubes de culture qui doivent servir au semis des graines ont d'abord été bouchés au coton ordinaire et stérilisés. Au moment de les employer on remplace le bouchon de coton de chacun d'eux par un bouchon de coton à l'azotate d'argent pris sur l'un des tubes préparés comme je viens de dire. Ces bouchons de coton doivent être assez serrés. Souvent j'ai recouvert l'ouverture de chaque tube avec un petit capuchon en papier d'étain, mais c'est, je pense, une précaution qui n'a pas d'importance essentielle.

Dans la plupart de mes expériences je me proposais de comparer les semis faits dans divers tubes de culture. Pour que la comparaison soit valable, il faut avoir soin de semer les graines et aussi les champignons au même niveau dans tous les tubes; ainsi, les graines sont atteintes par les champignons à peu près en même temps dans les divers tubes et elles subissent d'une manière comparable les effets de la dessiccation des milieux de culture au cours de l'expérience.

NOTE III

Méthodes pour l'isolement des champignons endophytes.

La méthode la plus sûre pour cultiver un champignon endophyte consiste à isoler de l'intérieur d'une cellule un peloton de mycélium bien vivant et à le semer dans un tube de culture sur un milieu stérilisé et convenable. J'ai dû appliquer constamment cette méthode pour les expériences, décrites dans le chapitre III, qui démontrent l'exaltation d'activite des endophytes par la vie dans les plantules. Il s'agissait

là d'un cas particulièrement simple, puisque je disposais de plantules prises dans des tubes de culture où elles ne pouvaient être souillées ni de bactéries ni de Mucédinées banales. Je m'occupe en premier lieu de ce cas.

Voyons d'abord quel est l'outillage nécessaire. Je me suis servi d'un petit microscope redresseur, donnant un grossissement de 80 diamètres, avec une distance frontale assez grande pour permettre aisément sous l'objectif toutes les manœuvres utiles. La plantule à examiner était placée, au sortir du tube de culture, sur une lame de verre qu'on avait au préalable mouillée d'alcool et flambée. J'avais toujours à portée de la main des tubes stérilisés d'avance où je pouvais prendre aseptiquement une goutte de décoction de salep pour humecter au besoin la plantule. Les dissections étaient faites avec de fines aiguilles flambées chaque fois qu'il était utile. Enfin, pour prendre les très petits objets, je me servais d'un fil de platine très fin (fil à la Wollaston), soudé au bout d'une baguette de verre et recourbé à son extrémité libre en un anneau minuscule.

Une plantule étant déposée dans une goutte de décoction stérile, on commence par la débarrasser du tégument de la graine, et, autant que possible, du mycélium superficiel. On la transporte ensuite dans une nouvelle goutte de décoction stérile où on la dilacère avec deux aiguilles. Les pelotons mycéliens d'un certain nombre de cellules sortent et nagent dans le liquide ; on cherche les meilleurs, qui ne doivent présenter aucune trace de dégénérescence ; cette recherche nécessite parfois l'examen de la préparation à un plus fort grossissement. Quand quelques pelotons convenables sont distingués, on les pousse avec une aiguille vers un côté de la goutte de liquide qui s'étale un peu par ce mouvement. Ayant ainsi dans le champ du microscope les pelotons qui doivent servir au semis, et rien d'autre, il reste à les pêcher pour les semer un à un dans des tubes de culture. L'essentiel pour cela est qu'il y ait assez et pas trop de liquide ; au besoin on en ajoute, ou bien on le laisse pendant quelques instants s'évaporer. Le point convenable étant atteint, on approche le petit anneau fait à l'extrémité du fil de platine fin, de manière qu'un peloton et un seul se voie juste en son centre. On baisse alors le fil, il se prend une gouttelette de liquide dans l'anneau et le peloton avec elle ; la réussite est presque sûre dès qu'on a acquis un peu d'habitude. Pour semer le peloton il suffit de toucher le milieu de culture avec le petit anneau ; on peut du reste, après cette opération, reporter l'anneau sous le microscope, afin de voir si le peloton n'y est plus. Toutes ces opérations sont en réalité très rapides ; la méthode est des plus sûres ; elle ne laisse pas en doute qu'on ait bien isolé du mycélium intracellulaire.

Malheureusement, il arrive bien trois fois sur quatre que les pelotons, même choisis avec tout le soin possible, ne germent pas. J'ai semé en chambre humide, dans des gouttelettes de décoction de salep, des

pelotons qui paraissaient magnifiques, nullement digérés et qui montraient au contraire des filaments bien pleins de protoplasma réfringent. Souvent ces pelotons, observés jour par jour, dégénéraient sans avoir montré trace de germination; mais parfois il arrive qu'ils germent (fig. 2, page 26). En conséquence, pour avoir chance d'obtenir des cultures du mycélium qu'on désire, il faut toujours semer des pelotons dans un assez grand nombre de tubes. Faute de mieux, j'ai eu ce soin.

Quand on veut isoler le mycélium vivant dans une racine, il y a un peu plus de précautions à prendre, mais l'essentiel est de bien choisir le fragment de racine à utiliser. Il faut toujours prendre des racines assez jeunes, en pleine voie de croissance; on les distingue assez bien en examinant leur pointe. S'il s'agit d'Orchidées cultivées, on doit prendre les racines développées dans la profondeur du compost, de préférence à celles qui rampent à la surface des pots ou des paniers et aussi, bien entendu, de préférence aux racines aériennes dépourvues de champignons.

Pour la suite, il faut être bien pénétré des lois qui règlent la répartition du mycélium dans les racines. Le plus souvent il y a dans l'écorce des plages infestées successives et non confluentes. Les plus voisines de la pointe occupent souvent la partie de l'écorce située juste en arrière de la région de grande croissance de la racine; ce sont les plages récemment infestées, on y voit peu ou pas de corps de dégénérescence. Les plages infestées plus éloignées de la pointe, situées dans des régions adultes de la racine, sont plus anciennes et plus riches en corps de dégénérescence; les pelotons qu'on en isole ont les plus grandes chances de ne pas germer. On ne voit jamais d'infestation récente dans une portion âgée de racine. Sans doute il y a pour chaque racine, à chaque moment, une seule région un peu en arrière de la région de grande croissance qui a la capacité d'attirer les champignons; c'est là qu'il faut les prendre quand ils viennent de pénétrer.

On fait donc des coupes transversales successives de centimètre en centimètre et on les examine, pour arriver à déterminer et choisir un tronçon de racine qui soit infesté et le plus rapproché possible de la pointe. Ce tronçon isolé entre deux coupes étant choisi, il est bon de nettoyer sa surface. S'il y a un voile la chose est simple, car on n'a qu'à enlever ce voile avec un scalpel et une pince flambés; il se détache aisément, souvent d'un seul coup après qu'on l'a fendu, et il reste une racine propre. S'il n'y a pas de voile, on peut agiter vigoureusement pendant quelques minutes le fragment de racine avec de l'eau et du sable fin, dans un gros tube de verre stérilisé d'avance et bouché au moment de l'emploi avec un bouchon de liège dont on a flambé la surface.

Ayant un tronçon de racine bien choisi et propre, on le débite en coupes longitudinales un peu épaisses. Je me sers de moelle de sureau

passée à la flamme, pour inclure et fixer le fragment de racine, et d'un rasoir dont la lame a été mouillée d'alcool, flambée, puis refroidie par immersion dans de l'eau stérile. Les coupes aussitôt faites sont plongées dans de la décoction de salep stérile mise d'avance dans de petites boîtes de verre munies d'un couvercle ; de là on portera successivement les coupes sur des lames de verre pour les examiner comme les plantules de tout à l'heure.

Sur ces coupes longitudinales de racines on peut isoler des pelotons ; je l'ai fait à plusieurs reprises pour être tout à fait sûr de la nature des champignons que j'obtenais. Mais il est plus pratique de séparer du reste de la coupe une plage infestée, contenant plusieurs pelotons, et de la semer tout entière. On a un peu plus de chances d'avoir un semis rendu impur par des Bactéries, mais en faisant les semis sur des milieux à la gélose, il est bien facile d'isoler les champignons à l'état pur quand le voile qu'ils forment dépasse les colonies bactériennes. En semant ainsi plusieurs pelotons à la fois, on a plus de chances d'obtenir des cultures de mycélium en ne préparant qu'un nombre modéré de tubes.

Au début de mes recherches, je n'employais pas des méthodes aussi précises [**6**] ; je n'avais pour moyen d'identifier les champignons obtenus que la constatation de leur action sur les graines ; elle pouvait d'ailleurs suffire à lever toute incertitude. Dans la suite, je n'ai trouvé que des avantages à choisir, toujours sous le microscope, les champignons à semer. Il peut y avoir suivant les cas quelques variantes, mais ce que j'ai dit ici indique assez la nature des moyens à employer.

Le lecteur qui voudrait cultiver des champignons de racines d'Orchidées, trouvera avantage à essayer d'abord la méthode dans le cas où la réussite est le plus facile. Les grosses racines de *Vanda tricolor* offrent un matériel d'expérience, particulièrement favorable : les plages infestées, de couleur orangée, se voient à l'œil nu sur les sections de la racine, et le mycélium du *Rhizoctonia mucoroïdes* a une végétation particulièrement rapide et vigoureuse. Dans ce cas, on réussit presque à coup sûr ; il y a parfois des difficultés plus grandes et pour les racines de quelques Orchidées tous mes essais sont restés vains. Je ne doute pas cependant que la réussite soit, dans tous les cas, une simple question de soin et de patience.

NOTE IV

Nature des graines ; conditions normales de semis.

1° *Bletilla hyacinthina.*

Toutes les graines de *Bletilla* que j'ai employées pour mes expériences, pendant plusieurs années successives, étaient produites par quelques plantes que je cultivais en serre ; ces plantes provenaient de la subdivision d'un pied primitivement unique. J'ai toujours fécondé

moi-même chaque fleur avec le pollen d'une autre fleur de la même inflorescence. De plus, pour chacune des séries de cultures à comparer, je me suis toujours servi des graines d'un même fruit. Le polymorphisme des plantules n'a donc assurément pas tenu à autre chose qu'aux conditions dans lesquelles j'ai fait les semis. Ces semis de *Bletilla* ont toujours été faits sur du coton imbibé de décoctions de salep diversement concentrées, comme je l'ai indiqué pour les expériences rapportées dans ce mémoire.

2° Cattléyées.

La description et les croquis de la germination des Cattléyées donnés dans le chapitre II s'inspirent directement de ce que j'avais publié antérieurement sur ce sujet [**6**]; je me contente d'y renvoyer.

Les expériences rapportées dans les chapitres III, IV, V et VI ont été faites avec des graines de diverses Cattléyées que des correspondants m'ont procurées. Ces graines provenaient en général d'hybridations assez complexes ; pour la facilité de la rédaction j'ai désigné leurs espèces dans le cours de ce mémoire par des dénominations abrégées et conventionnelles; j'indique ici à quoi ces désignations correspondent.

1° *Lælio-Brassavola :* graines obtenues en fécondant le *Lælia Mozart* par le *Brassavola Dygbiana*. Le *Lælia Mozart* est lui-même un hybride de *Lælia Boothiana* × *Lælia purpurata*.

2° *Lælia :* la plante porte-graines était un hybride de *Lælia Dayana* × *Lælia Xanthina;* le pollen provenait d'un autre hybride, *Lælia tenebrosa* × *Cattleya aurea*.

3° *Cattleya :* graines provenant de la fécondation du *Cattleya labiata alba* par le *Cattleya aurea*.

4° *Lælio-Cattleya :* graines provenant de la fécondation de *Lælio-Cattleya intermedio-flava* par *Cattleya Trianæ alba*.

Sauf dans quelques cas où j'ai trouvé intérêt à employer le coton comme substratum de culture (Voy. chapitre IV), les graines de ces Cattléyées ont été semées sur la décoction de salep gélosée de concentration 1.

3° *Cymbidium.*

Les graines qui m'ont servi provenaient de la fécondation du *Cymbidium giganteum* par le *Cymbidium Lowianum*. Elles ont été semées en avril 1905 sur des morceaux de moelle de sureau imbibés d'une décoction de salep à la concentration 2. Je me suis servi, pour les inoculations, du mycélium de la série K, récemment isolé. Soit que le choix du milieu de culture n'ait pas été heureux, soit que le mycélium employé n'ait pas eu une activité suffisante, les résultats ont été médiocres. Il a fallu neuf mois pour que j'obtienne les plantules les plus développées

représentées dans la figure 10 (page 55); elles étaient les uniques survivantes de semis abondants où la plupart des plantules étaient mortes plus précocement.

4° *Odontoglossum*.

J'ai fait deux séries de semis d'*Odontoglossum*, en employant comme milieu de culture la décoction de salep gélosée de concentration 1. C'est le milieu le plus favorable dans ce cas comme pour les Cattléyées, les cultures sur coton donnant de moins bons résultats.

En août 1905 des semis ont été faits avec des graines provenant d'une fécondation d'*Odontoglossum Pescatoreï* par *Odontoglossum triumphans*. Le mycélium de la série O a produit une germination assez satisfaisante de ces graines.

En août 1906, j'ai fait de nouveaux semis avec des graines provenant d'une fécondation d'*Odontoglossum crispum* par *Odontoglossum Adrianæ* (ce dernier est lui-même un hybride d'*Odontoglossum crispum* × *Odontoglossum Hunnewellianum*). Le mycélium de la série O s'est d'abord montré inactif pour ces semis ; je n'ai obtenu de germination qu'en accroissant la virulence de ce mycélium par les moyens indiqués au chapitre III.

Ces semis, bien qu'ils m'aient fourni des plantules viables, ont toujours présenté une germination assez irrégulière ; beaucoup d'embryons se développaient très lentement et finissaient par mourir après quatre ou cinq mois. Il est vraisemblable que je n'ai jamais eu de mycélium parfaitement actif du *Rhizoctonia lanuginosa*.

5° *Phalænopsis*.

Les graines dont j'ai décrit la germination au chapitre II provenaient d'une fécondation de *Phalænopsis amabilis* par *Phalænopsis rosea*.

Il m'a fallu quelques tâtonnements pour déterminer le meilleur milieu de culture ; je me suis dirigé dans cette recherche en examinant les conditions favorables au verdissement des embryons en l'absence de champignons. Les semis sur coton, toutes choses égales d'ailleurs, réussissent beaucoup mieux que les semis sur gélose ou sur plaques de porcelaine poreuse, mais de plus il a été nécessaire, pour réussir, d'employer une solution nutritive relativement concentrée ; une teneur assez élevée du milieu de culture en sucre ou autres substances organiques paraissant nécessaire au verdissement des embryons. Cette constatation ayant par elle-même un certain intérêt, je dois dire comment je l'ai faite.

Des graines avaient été semées purement sur des plaques de porcelaine poreuse, de la gélose ou du coton imbibés d'eau distillée ; après deux mois d'exposition à la lumière, les embryons s'étaient un peu

gonflés mais n'avaient nullement verdi. Dans les mêmes conditions, mais en présence d'une solution de saccharose à 10 p. 100, les embryons verdissent visiblement avant la fin du premier mois. Des résultats bien meilleurs encore sont obtenus avec une décoction de salep à la concentration 3. J'ai donc adopté cette solution nutritive et le coton pour mes semis et c'est ainsi qu'ont été obtenus les résultats décrits au chapitre II.

L'impossibilité du verdissement des embryons en l'absence d'un aliment organique convenable est intéressante à noter. Elle vient à l'appui des recherches de Palladine [**31**] qui ont montré la nécessité de matières organiques, en particulier de sucres pour la formation de chlorophylle dans les feuilles étiolées. Cette difficulté du verdissement est particulière aux *Phalænopsis* ou *Vanda*, et inégale même suivant les espèces, d'après ce que d'autres essais m'ont montré. Les graines de Cattléyées, de *Cymbidium*, d'*Odontoglossum* verdissent très aisément, même en présence d'eau pure, sans doute parce qu'elles sont suffisamment pourvues de réserves qui manquent plus ou moins au *Phalænopsis* ou *Vanda*.

Pour la contamination de ces semis de *Phalænopsis*, je me suis servi du mycélium de *Rhizoctonia mucoroïdes* de la série P, au moment même où je venais de l'isoler, en Février 1905. Les résultats dans les conditions ainsi fixées ont été admirables et ces semis de *Phalænopsis* ont été assurément les mieux réussis de tous ceux que j'ai obtenus. Les graines germaient très régulièrement et très vite, les plantules étaient parfaitement vigoureuses. J'ai pu sans peine élever certaines d'entre elles jusqu'à dix-huit mois (fig. 12, page 64) ; elles tenaient à peine alors dans les tubes de culture où je les avais transportées précédemment une à une. J'ai renvoyé quelques plantules au moment de la sortie de leur première racine à celui de mes correspondants qui m'avait fourni les graines. Repiquées dans du *Sphagnum*, suivant la méthode horticole usuelle, elles ont parfaitement vécu ; l'une d'elles a fleuri au début de 1908, trois ans après le semis de la graine.

Ces résultats sont supérieurs à ceux que les horticulteurs obtiennent communément ; la germination des *Phalænopsis* passe auprès d'eux pour assez difficile. Dans le Manual de Veitch [**53**] si riche en renseignements pratiques de toutes sortes, les plantules d'un *Phalænopsis* sont figurées à divers âges ; à en juger par ces figures, les plantules semées en serre ne seraient pas plus développées trois ans après le semis que celles obtenues dans mes tubes après dix-huit mois de culture.

6° *Vanda*.

A plusieurs reprises j'ai fécondé par leur propre pollen ou par le pollen de fleurs voisines des fleurs de plusieurs *Vanda tricolor* cultivés dans les serres du Jardin des plantes de Caen. Les fruits ont toujours mis plus d'un an à mûrir, mais les graines y étaient nombreuses et

presque toutes pourvues d'embryons, ce qui n'arrive pas toujours chez les Orchidées. Ces graines sont les seules dont je me sois servi.

J'ai obtenu une seule fois leur germination avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*, c'est-à-dire dans des conditions normales. Cela s'est produit en avril 1905, à une époque où le mycélium de la série P, âgé seulement de trois mois, avait encore de l'activité. Ensuite d'autres essais ont été infructueux; j'ai seulement obtenu alors des plantules monstrueuses, avec le *Rhizoctonia lanuginosa* comme il est dit au chapitre IV.

Mes semis de 1905 ont presque tous été faits dans les conditions qui s'étaient montrées bonnes pour les *Phalænopsis*, avec la décoction de salep de concentration 3, imbibant du coton ou, dans quelques tubes, de la moelle de sureau. Les embryons ainsi semés verdissaient et se développaient un peu sans champignons, mais plus irrégulièrement que les embryons de *Phalænopsis*. Les semis avec le mycélium de la série P ont été aussi beaucoup moins réussis que ceux de *Phalænopsis* et j'ai eu en définitive seulement un très petit nombre de plantules qui soient arrivées à produire une racine; beaucoup de graines ne se développaient pas et, pour le plus grand nombre des plantules, le développement se ralentissait bientôt : elles restaient stationnaires quelques semaines, puis périssaient. Pour imparfait qu'ait été ce résultat, il n'est pas méprisable, car, dans les serres, la germination des *Vanda* passe pour quasiment impossible et je ne connais pour ma part aucun horticulteur qui en ait vu seulement des débuts dans ses propres serres ou dans d'autres.

NOTE V

Techniques histologiques.

Les plantules où je devais faire des coupes ont été fixées au moins vingt-quatre heures dans le liquide préparé comme suit :

Eau distillée	10	cent. cubes.
Acide azotique	5	—
Formaline du commerce	5	—
Acide picrique à 1 p. 100 dans l'alcool à 95°.	80	—

Au sortir de ce liquide on lave plusieurs fois à l'alcool à 70°.

Les coupes ont été faites en série après enrobage des plantules dans la paraffine.

Je ne connais aucune bonne coloration élective des champignons, mais ils sont mis en évidence par la plupart des méthodes de double coloration destinées à différencier les noyaux. Les préparations dessinées dans ce mémoire ont été obtenues par coloration à la safranine et différenciation au Lichtgrün qui donne une coloration très bonne des fonds, malheureusement assez fugace.

Mes études sur les Orchidées, commencées en 1899 au Laboratoire de Botanique de l'École normale supérieure, sur le conseil de M. Costantin, ont été poursuivies depuis 1902 à l'Institut botanique de la Faculté des sciences de Caen. Le directeur de cet Institut, M. O. Lignier, a réalisé là par de patients efforts une organisation très favorable au travail ; il a toujours été prêt à la perfectionner dans le sens le plus utile à mes recherches.

Des subventions de la Caisse des Recherches scientifiques et de la Société des Amis de l'Université de Normandie, m'ont aidé pour diverses nécessités matérielles ; elles m'ont permis aussi d'entrer largement en relations avec les horticulteurs et amateurs d'Orchidées. Parmi ceux-ci j'ai toujours trouvé l'accueil le plus obligeant et la complaisance la plus grande pour me fournir des matériaux d'étude et des conseils précieux. Le présent mémoire est, pour une partie assez large, le résultat d'une collaboration constante avec des praticiens expérimentés, connaissant infiniment mieux que moi-même les difficultés et l'intérêt de la culture des Orchidées.

Mon plus vif désir aurait été de rendre service à ces collaborateurs désintéressés en perfectionnant les méthodes de culture et de semis des Orchidées. Je me suis malheureusement heurté de ce côté à des questions très complexes, comme on l'a vu dans ce mémoire, et comme je l'ai exposé récemment dans une grande solennité horticole [7]. Si mes recherches doivent prendre un jour un intérêt pratique, ce jour n'est pas arrivé ; j'ai dû me borner à faire connaître aux intéressés les faits que j'avais découverts, en leur montrant mes expériences avec l'espoir qu'elles leur suggéreraient des pratiques nouvelles.

Un de mes élèves, M. J. Vallory, m'a aidé en 1906 et 1907 pour la mise en train et le contrôle de diverses expériences. Sa collaboration m'a été fort utile. En effet, si les techniques suivies pour mes cultures expérimentales sont relativement simples, la multiplicité des essais à tenter a nécessité un travail considérable : pendant cinq années successives, j'ai dû avoir presque constamment en observation plusieurs centaines de tubes de culture.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Bary (A. de), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.
2. Beer (J. G.), Beiträge zur Morphologie und Biologie der Orchideen. Leipzig, 1853.
3. Bernard (Noel), Sur quelques germinations difficiles. *Revue gén. de Bot.*, XII, 1900.
4. Id., Études sur la tubérisation. *Revue gén. de Bot.*, XIV, 1902.
5. Id., Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXXV, 1902.
6. Id., Recherches expérimentales sur les Orchidées. *Revue gén. de Bot.*, XVI, 1904.
7. Id., La culture des Orchidées dans ses rapports avec la Symbiose. Conférence faite à l'occasion du centenaire de la Société royale d'agriculture et de botanique de Gand. Publiée par les soins de cette Société. Gand, 1908.
8. Campbell (D. H.), Germination of the spores of *Ophioglossum. Annals of Botany*, XX, 1906.
9. Cavers, On the structure and Biology of *Fegatella conica. Annals of Botany*, XVIII, 1904.
10. Drude (O.), Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-avis*. Göttingen, 1873.
11. Fabre (J.-H.), De la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, V, 1856.
12. Frank (B.), Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sovie der Leguminosen und Erlen. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, IX, 1891.
13. Gallaud, Études sur les mycorhizes endotrophes. *Revue gén. de Bot.*, XVII, 1905.
14. Goebel (K.), Pflanzen biologische Schilderungen. *Erster teil.* Marburg, 1889.
15. Id., Organographie der Pflanzen. Iéna, 1898.
16. Güssow (H. T.), Beitrag zur Kenntnis des Kartoffels-Grindes. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten*, XVI, 1906.
17. Irmisch (Th.), Beiträge zur Morphologie und Biologie der Orchideen. Leipzig, 1853.
18. Janse, Les endophytes radicants de quelques plantes javanaises. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, XIV, 1897.
19. Johow, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungs-geschichtlichen Verhältnissen. *Jahrb. für wiss. Bot.*, XX, 1889.
20. Lang (W. H.), On the prothalli of *Ophioglossum pendulum* and *Helmintostachys zeylanica. Annals of Botany*, XVI, 1902.
21. Laurent (J.), Les facteurs de la structure chez les végétaux. *Revue gén. de Bot.*, XIX, 1907.
22. Léveillé (J.-H.), Mémoire sur le genre *Sclerotium. Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e série, XX, 1843.

85e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. IX. Nos 4 et 5.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — Nos 4 et 5.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Juin 1909
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VIII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies, 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes. .	. . . .	330 fr.

23. Livingston (B. E.), On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algæ. *Bot. Gaz.*, XXX, 1900.
24. Id., Further notes on the physiology of polymorphism in green algæ. *Bot. Gaz.*, XXXII, 1901.
25. Id., Chemical stimulation of a green alga. *Bull. Torr. Bot. Club*, XXXII, 1905.
26. Id., Notes on the physiology of Stigeoclonium. *Bot. Gaz.*, XXXIX, 1905.
27. Magnus (W.), Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus-avis. Jahrb. für wiss. Bot.*, XXXV, 1900.
28. Metchnikoff, L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris, 1901.
29. Molliard (M.), Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. *Revue gén. de Bot.*, XIX, 1907.
30. Müller (Fritz), Orchideen von unsicher Stellung. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, XIII, 1895.
31. Palladine (W.), Recherches sur la formation de la chlorophylle dans les plantes. *Revue gén. de Bot.*, IX, 1897.
32. Pasteur, Chamberland et Roux, De l'atténuation des virus et de leur retour à la virulence. *C. R. Acad. des Sc.*, XCII, 1881.
33. Peklo (J.), Einiges über die Mycorrhiza bei den Muscineen. *Bull. intern. Acad. des Sc. de Bohême*, VIII, 1903.
34. Pfitzer (E.), Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Heidelberg, 1887.
35. Id., Orchidaceæ. Dans Engler und Prantl, *Die naturlichen Pflanzenfamilien.*
36. Id., Orchidaceæ-Pleonandræ. Dans le *Pflanzenreich* de Engler. Leipzig, 1903.
37. Id., On the phylogeny of Orchids. *Report of the third international conference on Genetics.* Edited by the Royal horticultural Society. London, 1906.
38. Prillieux et Rivière, Observations sur la germination et le développement d'une Orchidée (*Angræcum maculatum*). *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, V, 1856.
39. Prillieux, De la structure anatomique et du mode de végétation du *Neottia Nidus-avis. Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, V, 1856.
40. Id., Observations sur la germination du *Miltonia spectabilis* et de diverses autres Orchidées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, XIII, 1860.
41. Prillieux et Delacroix, *Hypochnus Solani*, nov. sp. *Bull. Soc. mycol. de France*, VII, 1891.
42. Raciborski, Biologische Mittheilungen aus Java. *Flora*, LXXXV, 1898.
43. Rolfs (F. M.), Potato failures. A preliminary report. *Agricult. Exp. station of the Colorado Agricult. College.* Bulletin 70, 1902.
44. Id., Potato failures. A second report. *Agricult. Exp. station of the Colorado Agricult. College.* Bulletin 91, 1904.
45. Schacht (H.), Die Pflanzenzelle, der innere Bau und das Leben der Gewächse. Berlin, 1852.
46. Schlicht, Ueber neue Fälle von Symbiose der Pflanzenwurzeln mit Pilzen. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, VI, 1888.
47. Shibata, Cytologische studien über die endotrophen Mykorrhizen. *Jahrb. für wiss. Bot.*, XXXVII, 1900.
48. Stahl (E.), Der Sinn der Mycorhizenbildung. *Jahrb. für wiss. Bot.*, XXXIV, 1900.
49. Thomas (A. P. W.), Preliminary account of the prothallium of *Phylloglossum. Proceed. Royal Soc. London*, 1901.
50. Treub, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. Amsterdam, 1879.

51. Id., Études sur les Lycopodiacées. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, VIII, 1890.
52. Tulasne (L. R. et C.), Selecta fungorum carpologia, I, Paris, 1861.
53. Veitch, A manual of Orchidaceous plants cultivated under glass in Great Britain. London, 1887-1894.
54. Vöchting (H.), Ueber die Keimung der Kartoffelknollen. *Bot. Zeitung*, LX, 1902.
55. Vries (H. de), Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901.
56. Id., Species and Varieties, their origin by Mutation. Chicago, 1906.
57. Wahrlich, Beiträge zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. *Bot. Zeitung*, XLIV, 1886.
58. Weiss (F. E.), A Mycorhiza from the lower Coal-Measures. *Annals of Botany*, XVIII, 1904.

ERRATA

Page 11, 17e ligne, *au lieu de :* « des plantes comme les Luzules, annuelles », *lire :* « des plantes, comme certains Joncs, annuelles ».

Page 18, 7e ligne, *au lieu de :* « pour passer d'une Luzule à quelqu'une », *lire :* pour passer d'un Jonc annuel à quelqu'une... ».

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Bletilla hyacinthina.

Fig. 1. — Une plante de *Bletilla* en Mars. — R, R, fragments de vieilles racines; t_1, t_2, t'_2, t_3, t_4, bases persistantes des tiges aériennes mortes dans les années précédentes; t_5, jeune tige de l'année; T, tubercule; b, b', branches de rhizome développées sur ce tubercule; b'', bourgeon dormant. Réduit aux 2/3 de la grandeur naturelle.

Fig. 2. — Base de la tige t_5 dépouillée de la plupart de ses feuilles; b_3, b_4, b_5, bourgeons axillaires des troisième, quatrième et cinquième feuilles. Ces bourgeons soit donneront la ou les branches de rhizomes insérées sur le futur tubercule, soit resteront dormants. La septième feuille de la tige encore repliée a été laissée en place. La plante dessinée ne devait pas fleurir dans l'année actuelle; la tige ne se termine donc pas par une hampe florale.

Les groupes de plantules encadrées par des traits dans le reste de la planche comprennent chacun la plantule la plus développée et la plantule la moins développée d'un des semis faits de Janvier à Juin 1908 (voir Expérience V, page 105). La lettre A désigne les semis faits sans champignons, les lettres C, C', C'_3, ceux inoculés avec les cultures de *Rhizoctonia repens* correspondant à ces désignations. Les chiffres 1, 2, 4, 6 indiquent la concentration de la décoction employée pour chaque semis. Les plantules infestées sont représentées d'une façon diagrammatique, les régions habitées par les champignons, vues par transparence sont ombrées. Gr. = 5,5.

PLANCHE II

Odontoglossum.

Fig. 1 à 3. — *Odontoglossum crispum* × *O. Adrianæ*. Gr. = 187.

Fig. 1. — Coupe longitudinale médiane dans une graine mûre, montrant le tégument de la graine, l'embryon et le reste de son suspenseur en partie flétri.

Fig. 2. — Coupe longitudinale médiane dans un embryon semé depuis quatre mois sans champignon.

Fig. 3. — Coupe longitudinale médiane dans une jeune plantule, un mois après son infestation par le *Rhizoctonia lanuginosa*. *s*, stomate ; *p*, groupe de poils absorbants; *p'*, groupe de cellules cloisonnées tangentiellement, dont les extérieures se développeront en poils absorbants.

Fig. 4 à 6. — *Odontoglossum Pescatoreï* × *O. triumphans*. Aspect extérieur de plantules à divers âges. Gr. = 5,3.

Fig. 4. — Plantule de trois mois.

Fig. 5. — Plantule de cinq mois.

Fig. 6. — Plantule de sept mois.

Fig. 7 à 9. — Coupes longitudinales médianes dans des plantules de plus en plus développées pour montrer l'étendue de la région infestée ombrée. Gr. = 14.

Fig. 7. — Reproduction réduite de la figure 3.

Fig. 8. — Coupe dans une plantule plus avancée du même *Odontoglossum*.

Fig. 9. — Coupe dans la partie inférieure de la plantule représentée dans la figure 6.

PLANCHE III

Phalænopsis amabilis × *P. rosea*.

Fig. 1. — Aspect extérieur d'une graine. Gr. = 75.

Fig. 2. — Aspect extérieur d'un embryon gonflé, quelques jours après le semis sans champignon. Gr. = 75.

Fig. 3. — Aspect extérieur d'un embryon semé depuis trois mois, sans champignon. Gr. = 75.

Fig. 4. — Représentation diagrammatique d'une coupe médiane dans un embryon, dix jours après l'infestation par le *Rhizoctonia mucoroïdes*. La zone infestée est ombrée. L'embryon est déjà dissymétrique, on voit apparaître les premiers poils protecteurs au voisinage du sommet végétatif. Gr. = 75.

Fig. 5. — Coupe longitudinale médiane dans un embryon infesté depuis cinquante jours par le *Rhizoctonia mucoroïdes*. Les cellules infestées par le champignon sont représentées schématiquement, de façon cependant à distinguer celles qui contiennent des pelotons de mycélium en bon état de celles où les filaments mycéliens plus ou moins digérés sont agglomérés en corps de dégénérescence. Gr. = 75.

Fig. 6 à 12. — Plantules de divers âges obtenues dans mes cultures. Gr. = 6.

Fig. 6. — Embryon après plusieurs mois de culture sans champignons.

Fig. 7. — Plantule un mois après l'infestation.

Fig. 8. — Plantule deux mois après l'infestation.

Fig. 9. — Plantule trois mois après l'infestation.

Fig. 10. — Coupe transversale dans cette plantule, intéressant la partie antérieure de la région infestée *i* qui est ombrée ; *f*, faisceau procambial.

Fig. 11 et 12. — Plantules obtenues cinq mois après l'infestation des graines; R, R, premières racines.

Fig. 13. — *Phalænopsis* sp. Partie antérieure d'un protocorme comparable à celui de la figure 8, montrant la saillie de la crête dorsale C et la disposition des poils protecteurs ou absorbants. Ce protocorme est vu obliquement par sa face ventrale. Gr. = 52.

PLANCHE IV.

Fig. 1 à 10. — *Vanda tricolor.*

Fig. 1 et 2. — Plantules normales de 5 et 7 mois obtenues dans des semis inoculés avec le *Rhizoctonia mucoroïdes*. Gr. = 5,3.

Fig. 3 à 10. — Plantules anormales obtenues dans des semis inoculés avec le *Rhizoctonia lanuginosa.*

Fig. 3 et 4. — Protocormes à deux ou trois branches, récoltés à l'âge de six mois. Gr. = 5,3.

Fig. 5 et 6. — Face dorsale et face ventrale d'un protocorme à neuf branches, récolté à l'âge de onze mois. R, une racine. Gr. = 5,3.

Fig. 7. — Protocorme à trois branches, anormalement tubérisé, récolté à l'âge de sept mois. Gr. = 5,3.

Fig. 8. — Plantule à protocorme tordu, récoltée à l'âge de onze mois. Gr. = 5,3.

Fig. 9. — Coupe diagrammatique dans un jeune protocorme bifide, montrant la faible étendue de la région infestée primaire i_1. Gr. = 12.

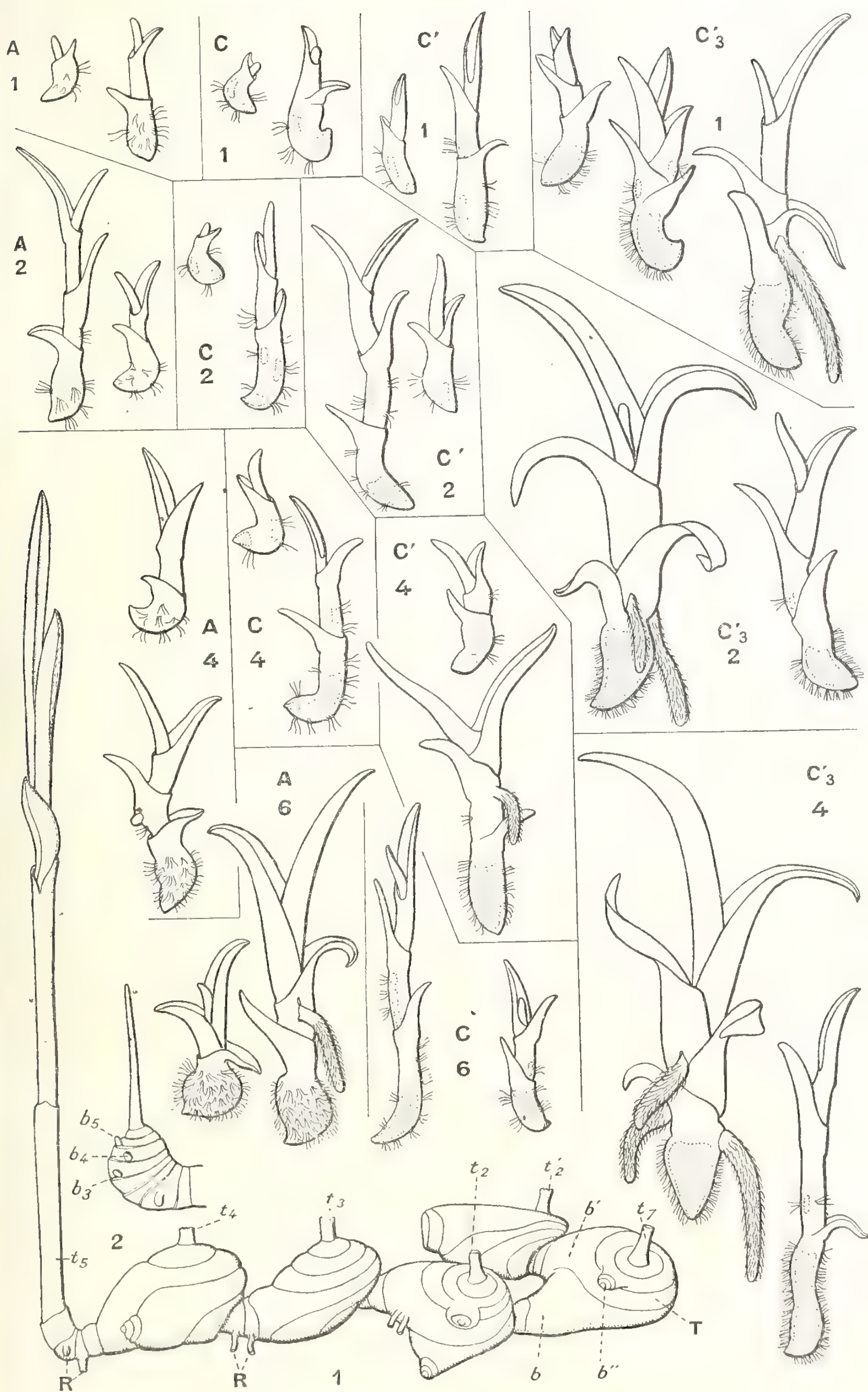
Fig. 10. — Coupe diagrammatique d'ensemble dans une plantule comparable à celle de la figure 8, mais ayant subi tardivement une infestation secondaire par le *Rhizoctonia lanuginosa*. *i*, région infestée primaire; i_2, région infestée secondairement; R, racine. Gr. = 6.

Fig. 11 à 13. — *Lælio-Brassavola.*

Fig. 11. — Coupe d'ensemble dans une plantule infestée depuis quatre mois par le *Rhizoctonia repens*. La région infestée est représentée de façon à distinguer les pelotons en bon état et les pelotons réduits par digestion en corps de dégénérescence. Gr. = 33.

Fig. 12. — Coupe dans une plantule infestée depuis trois mois par le *Rhizoctonia mucoroïdes* actif. Le protocorme est plus fortement tubérisé que dans la plantule précédente. Tout le mycélium de la région infestée est digéré. Cette coupe, comme la précédente, montre des poils protecteurs pluricellulaires au centre du bourgeon terminal. Gr. = 33.

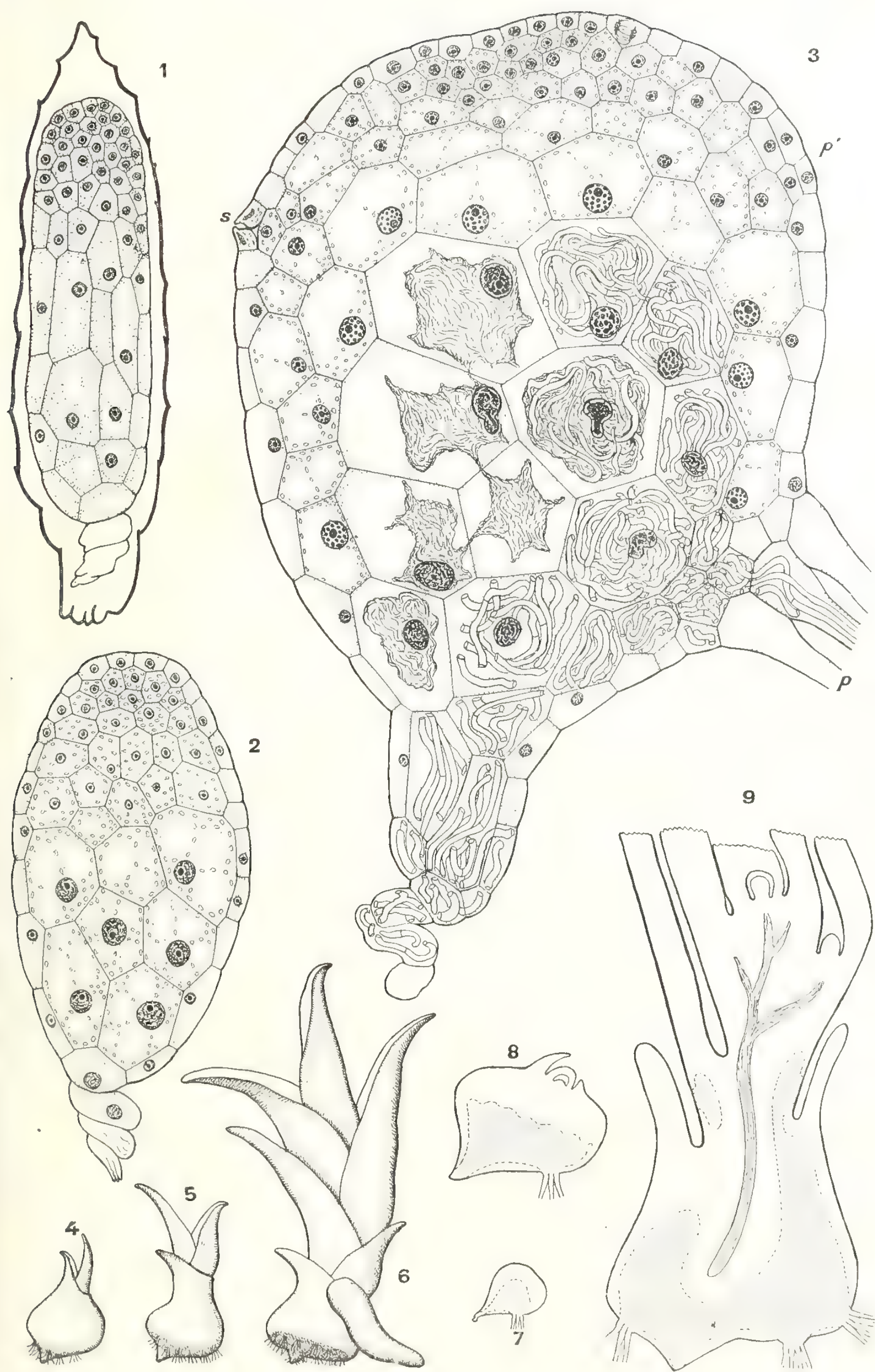
Fig. 13. — Un groupe de poils plus fortement grossis de la plantule précédente, montrant la pénétration du mycélium extérieur de *Rhizoctonia mucoroïdes*.



N. Bernard, del.

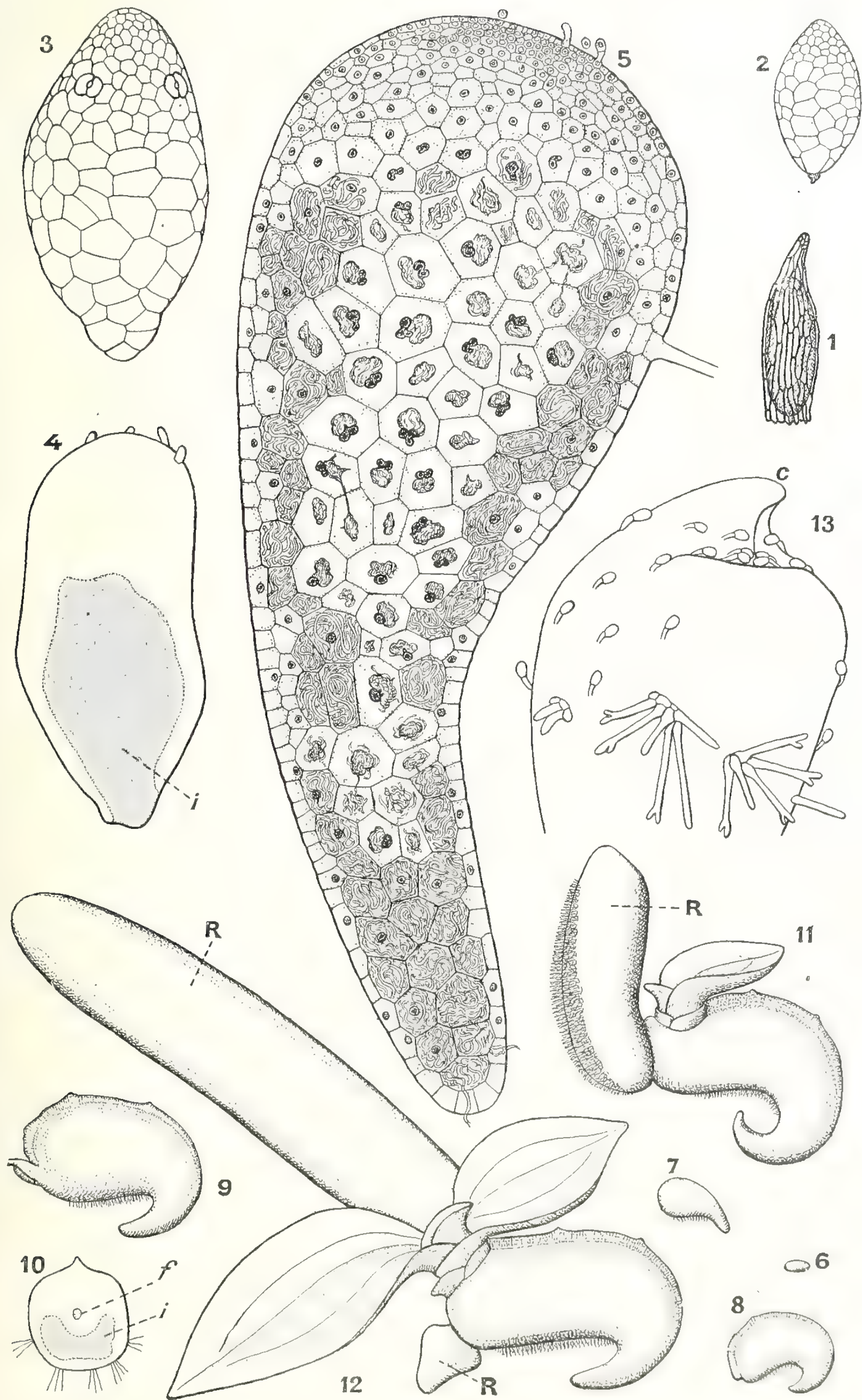
Bletilla hyacinthina.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



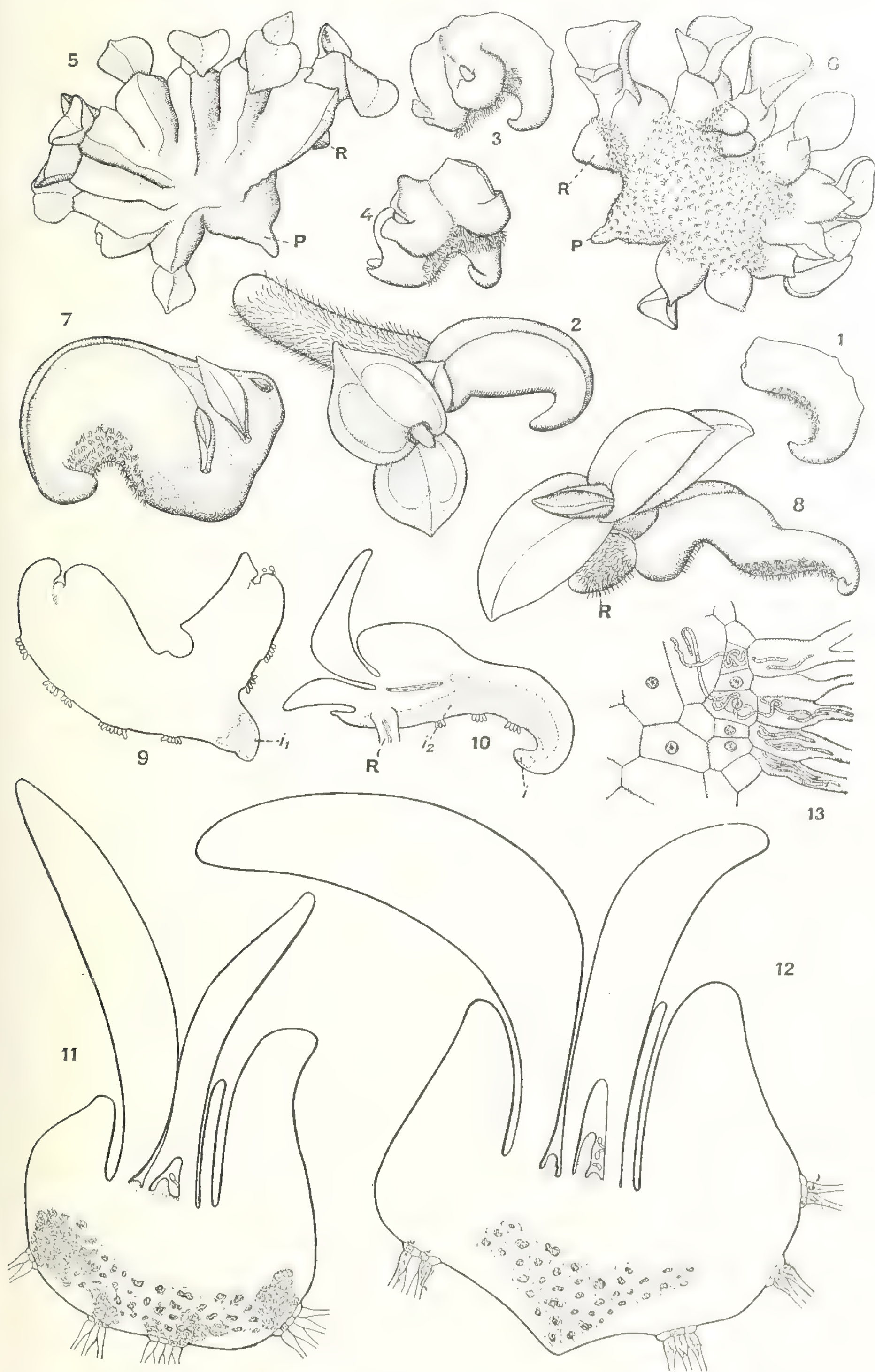
N. Bernard, del.

Odontoglossum.



N. Bernard, del.

Phalænopsis.



N. Bernard, del.

Vanda (1 à 10).

Lælio-Brassavola (11 à 13).


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

NOUVELLE CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES CORPS CHLOROPHYLLIENS

Par J. d'ARBAUMONT

Reprendre sommairement l'étude morphologique des diverses sortes ou variétés de corps chlorophylliens considérés, non plus exclusivement, comme dans un précédent mémoire (1), dans la tige de quelques végétaux ligneux, mais dans l'appareil végétatif tout entier (tige et feuille) ou dans l'une ou l'autre de ces deux parties seulement, de deux cents et quelques espèces, tant ligneuses qu'herbacées, toutes prises dans les trois grands groupes des végétaux supérieurs : Dicotylédones, Monocotylédones et Gymnospermes;

Cela fait, m'appliquer, dans un travail de statistique, un peu fastidieux peut-être, mais duquel me semblent devoir résulter quelques indications utiles, m'appliquer, dis-je, à rechercher très approximativement de quelle façon et dans quelles proportions, ces différentes variétés peuvent se trouver réparties dans les tissus assimilateurs de la plante, et plus spécialement dans la feuille des espèces soumises à mes observations;

Donner, en terminant, quelques rapides indications sur le mode de formation de ces mêmes corpuscules;

C'est là tout le dessein de cette nouvelle contribution à l'étude de la chlorophylle.

(1) Sur l'évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux ligneux (*Ann. des Sc. nat.*, *Bot.*, 8e série, t. XIII et XIV).

Nous y trouverons l'occasion de vérifier, dans leur ensemble, nos précédentes observations dont la portée n'a peut-être pas été suffisamment comprise, et d'y ajouter quelques remarques complémentaires ou rectificatives au besoin.

Suit la liste des espèces étudiées, où nous croyons devoir faire quatre coupures, en séparant, chez les Dicotylédones, les espèces ligneuses des espèces herbacées.

Les lettres T. ou F. ou T. F., placées à la suite du nom spécifique, indiquent que les observations ont porté, soit sur l'une ou l'autre seulement, soit sur les deux parties de l'appareil végétatif : tige et feuille.

DICOTYLÉDONES LIGNEUSES.

Magnolia grandiflora L. T. F.
Berberis vulgaris L. T. F.
Mahonia Aquifolium Nutt. T. F.
Pittosporum Tobira Ait. T. F.
Tilia sylvestris Desf. F.
Citrus Aurantium L. T. F.
Acer campestre L. F.
Acer Pseudo-Platanus L. T. F.
Aesculus Hippocastanum L. T. F.
Vitis vinifera L. T. F.
Ampelopsis quinquefolia Michx. T. F.
Ampelopsis tricuspidata Sieb. et Zucc. T. F.
Ailanthus glandulosus Desf. F.
Staphylea pinnata L. T.
Evonymus europaeus L. F.
Evonymus japonicus Thunb. T. F.
Ilex Aquifolium L. F.
Rhamnus Alaternus L. F.
Rhus glabra L. F.
Spartium junceum L. T. F.
Cytisus Laburnum L. F.
Robinia Pseudacacia L. T. F.
Cercis Siliquastrum L. T. F.
Cerasus communis Mill. F.
Cerasus Laurocerasus L. T. F.
Cerasus Padus DC. T.
Rosa bengalensis Pers. T. F.
Rubus Idaeus L. F.
Spiraea chamaedrifolia L. T.
Cotoneaster frigida Willd. T.
Cydonia vulgaris Pers. F.
Pyrus communis L. T. F.
Pyrus Malus L. F.
Sorbus Aria Crantz. F.
Sorbus Torminalis Crantz. F.
Photinia serrulata Lindl. *Var.* dentata T. F.
Crataegus oxyacantha L. F.
Crataegus pyracantha Pers. F.
Philadelphus inodorus L. T. F.
Ribes nigrum L. T. F.
Hydrangea Hortensia DC. F.
Hedera Helix L. F.
Cornus Mas L. F.
Viscum album L. T. F.
Aucuba japonica L. T. F.
Symphoricarpos racemosus Michx, F.
Lonicera Caprifolium L. F.
Sambucus nigra L. T. F.
Viburnum Tinus L. T. F.
Myrsine africana L. F.
Jasminum fruticans L. T. F.
Fraxinus excelsior L. T. F.
Fraxinus Ornus L. F.
Syringa persica L. F.
Syringa vulgaris L. T. F.
Forsythia viridissima Lindl. F.
Olea europaea L. F.
Phyllyrhea media Link. F.
Ligustrum japonicum Thunb. F.
Nerium Oleander L. T. F.
Laurus nobilis L. F.
Aristolochia Sipho L'Hérit. T. F.
Buxus sempervirens L. T. F.
Ulmus campestris L. F.
Ficus Carica L. F.
Platanus occidentalis Michx. F.
Jugans regia L. F.
Salix triandra L. F.
Populus pyramidalis Rozier. F.
Carpinus Betulus L. F.

Corylus Avellana L. F.
Fagus sylvatica L. F.
Quercus coccinea Wugnhm. F.
Quercus Ilex L. F.
Quercus pedunculata Willd. F.
Quercus pubescens Willd. F.
Betula alba L. F.

DICOTYLÉDONES HERBACÉES.

Clematis integrifolia L. T. F.
Clematis recta L. F.
Ranunculus repens L. T. F.
Aquilegia vulgaris L. T. F.
Paeonia officinalis Retz. T. F.
Papaver somniferum L. F.
Brassica oleracea L. F.
Cheiranthus Cheiri L. F.
Viola odorata L. F.
Reseda lutea L. F.
Dianthus Caryophyllus L. *Var. hort.* T. F.
Portulaca oleracea L. T. F.
Saponaria officinalis L. T. F.
Silene inflata L. T. F.
Lychnis dioica L. T. F.
Malva sylvestris L. T.
Hypericum perforatum L. T. F.
Geranium pyrenaicum L. T. F.
Pelargonium hederaefolium Hort. T. F.
Pelargonium zonale Hort. F.
Tropaeolum majus L. T. F.
Medicago sativa L. T.
Trifolium rubens L. F.
Phaseolus vulgaris L. T. F.
Onobrychis sativa L. F.
Pisum sativum L. T. F.
Agrimonia Eupatorium L. T. F.
Geum urbanum L. F.
Fragaria vesca L. F.
Cucumis Melo L. T. F.
Cucurbita maxima Duch. T. F.
Bryonia dioica Jacq. T.
Hippuris vulgaris L. T.
Begonia semperflorens Link et Otto. F.
Sedum album L. F.
Sedum arboreum Orteg. T. F.
Sedum Sieboldii Sveet. F.
Sedum spectabile Bor. T. F.
Saxifraga japonica Sieb. F.
Daucus Carota L. T.
Chaerophyllum sylvestre L. T.
Eryngium campestre L. F.
Knautia arvensis Coult. T. F.
Dipsacus sylvestris Mill. T. F.
Onopordon Acanthium L. F.
Cirsium arvense Scop. T. F.
Cynara Scolymus L. F.
Centaurea Jacea L. T. F.
Achillea Millefolium L. F.
Tanacetum vulgare L. T.
Senecio vulgaris L. T.
Aster laevis L. T. F.
Dahlia variabilis Desf. T. F.
Cichorium Intybus L. T.
Lampsana communis L. T.
Tragopogon porrifolium L. T.
Taraxacum Dens-leonis Desf. F.
Sonchus asper Willd. T.
Campanula rapunculoides L. F.
Primula elatior Jacq. F.
Cyclamen persicum Mill. F.
Plantago media L. F.
Vinca minor L. F.
Phlox paniculata L. T. F.
Convolvulus arvensis L. T. F.
Heliotropium europaeum L. T. F.
Solanum tuberosum L. T. F.
Linaria vulgaris Moench. T. F.
Digitalis purpurea L. T.
Verbena officinalis L. T.
Salvia pratensis L. T. F.
Chenopodium paganum Rchb. T.
Beta vulgaris L. F.
Rheum undulatum L. F.
Rhumex acetosa L. *Var. hort.* T.
Rumex crispus L. F.
Rumex Patientia L. F.
Fagopyrum esculentum Moench. T.
Euphorbia Peplus L. T.
Mercurialis annua L. T.

MONOCOTYLÉDONES.

Iris florentina Hort. T. F.
Gladiolus communis L. T. F.
Narcissus poeticus L. T. F.
Narcissus Pseudo-Narcissus L. T. F.
Asparagus officinalis L. T.
Yucca flaccida Haw. T. F.
Lilium candidum L. T. F.
Lilium Martagon L. T. F.
Fritillaria imperialis L. F.
Tulipa Gesneriana L. F.

Hemerocallis flava L. T. F.
Hemerocallis fulva L. F.
Funkia subcordata Spreng. F.
Agapanthus umbelliferus L'Hérit. T. F.
Allium Cepa L. T. F.
Allium Porrum L. T. F.
Allium ursinum L. T. F.
Hyacinthus orientalis L. T. F.
Aspidistra elatior Blum. F.
Ruscus aculeatus L. T. (cladode).
Dracaena Draco L. F.
Tradescantia virginica L. T. F.
Hydrocharis morsus-ranae L. F.
Alisma Plantago L. F.
Latania borbonica Lamk. F.
Potamogeton gramineus L. F.
Potamogeton lucens L. F.
Potamogeton natans L. F.
Chamaerops excelsa Mart. L. F.
Chamaerops humilis L. F.
Arum maculatum L. F.
Sabal Adansoni Guerus F.
Phoenix dactylifera L. F.
Kentia balmoreana Hort. F.
Setaria glauca Willd. T.
Penicillaria glauca Willd. T.
Avena elatior L. T. F.
Avena sativa L. T. F.
Lolium perenne L. T.
Triticum sativum Lamk. T. F.
Hordeum murinum L. T. F.
Hordeum vulgare L. T. F.
Tripsacum dactyloides L. T.
Baldingera arundinacea Dumort. T. F.
Dactylis glomerata L. T. F.
Bambusa Metake Sieb. F.
Zea Mays L. F.

GYMNOSPERMES.

Thuya occidentalis L. F.
Thuyopsis dolabrata Sieb. et Zucc. F.
Taxodium sempervirens Lamk. F.
Abies pectinata DC. F.
Picea alba Link. F.
Pinus Pinsapo Steud. F.
Pinus Pumilio Haenk. F.
Cephalotaxus Fortunei Hook. F.
Torreya myristica Hook. fils. F.
Taxus baccata L. T. F.
Ceratozamia mexicana Brngt. F.
Cycas circinalis L. F.

J'aborde sans préambule la description et l'étude des différentes sortes de corps chlorophylliens, en les divisant, comme précédemment, en deux grandes catégories ou sections : Section A, Section B.

SECTION A

Les corps chlorophylliens de la première Section se présentent à nous comme de petites masses d'une substance molle et gélatineuse, de forme ordinairement sphérique ou plus souvent lenticulaire, à surface généralement lisse et contours plus ou moins réguliers, de réfringence variable selon les espèces, et intimement imprégnées du pigment vert caractéristique de la chlorophylle. Ajoutons que ces corpuscules sont doués de propriétés élastiques permettant à certains d'entre eux de se distendre sous la poussée des grains d'amidon qui viennent à se former dans leur intimité, sauf à reprendre leur première forme, après résorption de cette dernière substance, non toutefois

sans subir assez souvent, en pareil cas, une certaine diminution de volume. Les corps chlorophylliens de cette première Section s'identifient avec ceux qui, ayant presque exclusivement jusqu'ici attiré l'attention des observateurs sous le nom classique de *grains de chlorophylle*, sont devenus depuis quelques années les *chloroplastes* de certains auteurs, les *chloroleucites* de M. Van Tieghem.

Renonçant, pour ne pas allonger le vocabulaire déjà si copieux du langage botanique, aux appellations proposées dans notre précédent mémoire : *chlorites*, divisés en *endo* et *gymnochlorites*, nous désignerons désormais sous le nom de *chloroplastes*, les corps chlorophylliens de la première Section, et ceux de la deuxième Section, pris dans leur ensemble, sous celui de *pseudo-chloroplastes*, à la seule intention d'indiquer par là qu'ils réalisent à un moindre degré que les autres, l'idée qu'on s'est faite de tout temps de la forme typique du grain de chlorophylle.

Décrits par H. Mohl, comme très finement granuleux (1), on incline plus volontiers aujourd'hui à attribuer aux corps chlorophylliens de la Section A, nos chloroplastes proprement dits, une structure spongieuse, filamenteuse ou réticulée (2).

Considéré à ce dernier point de vue, — structure réticulée — le grain de chlorophylle apparaît, au sortir de la vie embryonnaire de la plante, comme le résultat du produit de réduction de granules d'amidon qui se sont déposés plus ou moins tôt dans les mailles d'un réseau très délicat de granulations protéiques, occupant, au début, ou après disparition d'un premier et unique granule d'amidon, la cavité tout entière de certaines vacuoles du protoplasma fondamental (3).

C'est ainsi du moins que M. Belzung a vu le grain de chlorophylle se former dans l'embryon de certaines Légumineuses (*Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*), le réseau demeurant, dans le grain adulte, comme le témoin persistant de son mode de

(1) *Ann. des Sc. nat.*, *Bot.*, 4e série, t. VI, p. 156.

(2) Pringsheim, Recherches sur la chlorophylle (*Rev. intern. des Sc. biol.*, 15 oct. 1883, p. 290). — Hans Bredow, *Bull. de la Soc. bot. de France*, *Rev. bibl.*, 1891, p. 50. — Henneguy, *La Cellule*. Paris, 1896. — Pavillard, *La biologie végétale*, p. 122. — Belzung, Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains de chlorophylle (*Annales*, 7e série, t. XIII, p. 17 et *Journ. de Bot.*, 1895, p. 67 et 102).

(3) Belzung, *Annales*, p. 5 et suiv., et *Journal de Botanique*.

formation, avec simple apparence de la structure granuleuse entrevue par H. Mohl. Ce que celui-ci prenait pour des granulations, correspondrait en réalité aux angles du réseau albuminoïde, lesquels sont plus ou moins épaissis et par suite plus apparents que les parties intermédiaires (1).

Fort bien ! mais ne faut-il pas, de toute évidence, reconnaître une autre origine à la structure réticulée qu'affecterait, d'après M. Belzung lui-même, *la généralité des corps chlorophylliens* (2), sans exclure le cas où ceux-ci se forment sans participation de l'amidon, tels que ceux, par exemple, dont M. Belzung a constaté la présence dans le parenchyme palissadique du Lupin blanc (3) ? Et ne doit-on pas en dire autant des grains de chlorophylle qui, formés dans les tissus méristématiques de la tige en croissance, tirent leur origine, d'après nous, de la différenciation de granules protéiques sélectionnés au sein du protoplasma fondamental, sans le concours, selon les espèces, ou avec le concours, toujours plus ou moins tardif, de l'amidon, comme nous le montrerons plus loin.

Étant admise la réalité de la structure réticulée ou plutôt spongieuse des corps chlorophylliens dont il est ici question, désignés par nous sous le nom de chloroplastes, ne pourrait-elle pas s'expliquer, abstraction faite des cas observés par M. Belzung dans la vie embryonnaire de la plante, par cette considération que ces mêmes corps doivent participer, dans leur structure, des propriétés spongieuses ou réticulées du protoplasma luimême dont ils ne sont en définitive qu'une simple émanation ? Cette structure intime est très ordinairement dissimulée, même à d'assez forts grossissements, chez les corps chlorophylliens de la Section A, par la couche de substance plus homogène ou d'apparence telle, qui en occupe la périphérie. Pour la déceler chez certaines espèces ou la mettre mieux en évidence chez certaines autres, on peut employer utilement l'acide acétique ou l'alcool à 45 degrés.

C'est par de tels procédés que j'ai pu la reconnaître chez un grand nombre de corps chlorophylliens de la susdite Section,

(1) *Journal de Botanique*, p. 67.
(2) Leur structure est réticulée (*Annales*, p. 17).
(3) *Journal de Botanique*, p. 69 et 70.

soit qu'elle se manifeste dans tout l'intérieur de la petite masse : Pétiole : *Sambucus nigra* ; — *Viola odorata* ; — *Funkia subcordata.* — Feuille : *Ranunculus repens*, *Sedum spectabile*, *Beta vulgaris* ; — *Gladiolus communis.* — Tige : *Saponaria officinalis*, *Mercurialis annua ;* — *Ruscus aculeatus*, etc., etc. soit qu'elle n'apparaisse qu'en son milieu seulement : Tige : *Paeonia officinalis*, *Lychnis dioica*, *Malva sylvestris*, *Knautia arvensis*, *Solanum tuberosum*, *Euphorbia Peplus*, etc., etc.

Chez certaines espèces, toutefois, les grains de chlorophylle se sont montrés rebelles à l'influence des mêmes réactifs : Feuille : *Hedera Helix*, *Viburnum Tinus ;* — *Rumex acetosa.* — Tige : *Reseda lutea*, *Centaurea Jacea*, *Achillea Millefolium ;* — *Agapanthus umbelliferus*, etc., etc.

Ailleurs on trouve des grains les uns sensibles, les autres insensibles à l'action des réactifs : Feuille : *Ilex Aquifolium* ; — *Pelargonium zonale.* — Tige : *Cucurbita maxima*, *Tanacetum vulgare*, etc., etc.

Quoi qu'il en puisse être d'ailleurs de la structure intime, granuleuse, spongieuse, filamenteuse ou réticulée des grains de chlorophylle de la Section A — nos chloroplastes, — les seuls dont il soit question ici, elle ne saurait être confondue avec celle qui s'accuse très nettement granuleuse ou réticulo-granuleuse chez certains corps chlorophylliens de la Section B qu'en raison même de cette circonstance nous étudierons plus loin sous le nom de *paillettes granuleuses.*

Il ne sera pas inutile d'indiquer ici que les corps chlorophylliens de la Section A se localisent presque toujours, sans mélange d'aucune sorte des corpuscules à pigment vert compris dans la Section B, dans des cellulles à suc clair, où ils se montrent assez souvent seuls ou parfois accompagnés de fines granulations superficielles, ou de goutelettes incolores.

Ajoutons, pour achever de les bien définir, qu'ils présentent ce double caractère :

1° De se montrer, tout au moins *in situ*, absolument insensibles à l'action de l'eau, que l'on voit agir, au contraire, plus ou moins énergiquement sur certains pseudo-chloroplastes d'un assez grand nombre d'espèces ;

2° De se montrer toujours, sauf très rares exceptions (*Rumex*

crispus, *R. acetosa*, *Hippuris vulgaris*) non moins réfractaires à l'action des bleus acides d'aniline (1), tandis que les corps chlorophylliens de la Section B en sont, dans la grande généralité, très vivement colorés.

Peut-être n'a-t-on pas oublié que c'est sur ce dernier caractère différentiel que je me suis appuyé, dans mon précédent mémoire, pour proposer de désigner sous les noms respectifs d'*achroocystes* et de *cyanocystes* les cellules où se localisent les chloroplastes d'une part, les pseudo-chloroplastes de l'autre.

On a dû comprendre dès lors, et je saisis l'occasion de le bien spécifier, que ce nom d'*achroocystes* n'avait de valeur à mes yeux qu'au regard de l'action élective des seuls bleus acides d'aniline.

On remarquera enfin que les corps chlorophylliens dont il vient d'être question, mieux différenciés que les autres au point de vue morphologique, comme nous l'avons déjà laissé entendre, nous apparaissent tous comme construits sur un type unique, sous réserve de certaines différences plus ou moins accusées, de volume, de coloration et de réfringence, toutes choses de minime importance et qui peuvent varier d'une espèce à l'autre, ou même entre les corps chlorophylliens inclus dans les divers tissus de la même plante.

SECTION B.

Cette unité de type est loin de se réaliser chez les corps chlorophylliens de la Section B, ou pseudo-chloroplastes, que des considérations d'ordre purement morphologique nous autorisent à répartir entre quatre groupes distincts ou sous-sections subordonnées : *a*, *b*, *c*, *d*, lesquelles représentent pour nous autant de formes de *paillettes*. On voudra bien excuser la réapparition de cette dénomination vulgaire, déjà employée dans le mémoire précédent, attendu qu'elle simplifiera l'exposition des faits

(1) On trouve dans le commerce deux sortes de bleus acides d'aniline, l'une d'elles de nuance violacée, l'autre de nuance verdâtre, toutes deux douées du pouvoir électif dont il est question ici. C'est par suite d'une double erreur d'étiquette que nous avons précédemment (*Annales*, p. 356 et note 1) refusé ce pouvoir au bleu d'aniline verdâtre, l'attribuant au contraire à tort au bleu de méthylène qui en est réellement privé.

et qu'elle correspond d'ailleurs assez exactement aux différents aspects sous lesquels beaucoup de ces corpuscules se présentent à nous.

Considérés dans leur ensemble, nous constatons tout d'abord que, jamais associés, dans la même cellule, aux grains de la Section A, sauf parfois à titre transitionnel, on les voit, tantôt se localiser eux-mêmes dans des cellules spéciales, tantôt se mélanger de diverses façons dans la même cellule.

Nous avons déjà donné à entendre que quelques-uns d'entre eux se montrent plus ou moins sensibles à l'action de l'eau et qu'ils présentent, dans leur généralité, sauf de rares exceptions, ce caractère important de se laisser colorer vivement par les bleus acides d'aniline, de même, assez souvent, que tout le reste du contenu cellulaire : Feuille de *Citrus Aurantium*, *Ampelopsis tricuspidata*, *Cytisus Laburnum*, *Cydonia vulgaris*, *Viscum album*, *Juglans regia*; — *Pelargonium zonale*, *Sedum arboreum*, *Sedum spectabile*, *Phlox paniculata*; — *Fritillaria imperialis*, *Dracaena Draco*, etc., etc.

Cela dit, nous pourrons aborder successivement l'étude particulière de chacune des quatre variétés de paillettes entre lesquelles se répartit l'ensemble des pseudo-chloroplastes.

Sous-section a. — Voici d'abord un petit groupe de corpuscules de formes variées, le plus souvent imprégnés du pigment vert, qui en décèle la véritable nature, mais à des degrés d'intensité très variables, parfois très pâles, ou passant même, en partie tout au moins, dans certaines tiges herbacées particulièrement, à l'état de simples plastides incolores (1) : *Paeonia offi-*

(1) La prédominance de plastides très pâles ou incolores dans la tige de certaines espèces herbacées, n'empêche pas celle-ci de présenter, vue du dehors, une coloration verte plus ou moins accusée. Cela tient, croyons-nous, à ce que dans l'ensemble probablement des végétaux verts, la substance des membranes cellulaires jouit de la propriété de se colorer, sous l'action de la lumière, en un vert très pâle à la vérité, mais qui, dans les tissus pris en masse, produit l'illusion d'une véritable coloration chlorophyllienne. On peut s'en assurer en observant par transparence, au microscope, des coupes pratiquées sur tiges fraîches. La coloration verdâtre est naturellement d'autant plus sensible, que la coupe est plus épaisse. Le bourgeon terminal d'une branche de Sycomore, à l'état latent, est très fortement coloré en vert, sans qu'on y puisse constater la présence d'aucune sorte de corps chlorophylliens. De même, absence complète de chlorophylle dans la partie du turion d'Asperge qui commence à verdir au sortir de terre. Une coupe horizontale pratiquée à ce

cinalis, *Knautia arvensis*, *Achillea Millefolium*, *Dahlia variabilis*, *etc.*

Irrégulièrement et très lâchement disséminés d'ordinaire sur les bords de la cellule, plus rarement isolés dans son intérieur, ces sortes de corpuscules peuvent aussi s'y grouper en un ou plusieurs amas plus ou moins volumineux, ou, encore plus abondants, se fondre en quelque sorte en une masse confluente qui en occupe souvent la cavité tout entière : Feuille : *Gladiolus communis*. — Tige : *Onobrychis sativa*, *Salvia pratensis*; — *Allium Porrum*, etc.

Très variables, avons-nous dit, dans leurs dispositions morphologiques, ces mêmes corpuscules peuvent, en effet, se présenter sous forme de croissant, de demi-lune, de fer à cheval, de cornue, de rognon, d'anneau, de bâtonnets ou de fuseaux, ceux-ci tantôt amincis et très effilés des deux bouts, tantôt un peu renflés sur les côtés, en forme d'ellipse : Feuille : *Acer campestre*, *A. Pseudo-Platanus*, *Cydonia vulgaris*, *Sorbus Aria*, *Crataegus oxyacantha*, *Syringa persica*, *Ficus Carica*, *Carpinus Betulus*, *Corylus Avellana*; — *Brassica oleracea*, *Hypericum perforatum*, *Agrimonia Eupatorium*, *Convolvulus arvensis*; — *Lilium candidum*, *Hemerocallis fulva*, *Agapanthus umbelliferus*. — Tige : *Lychnis dioica*, *Malva sylvestris*, *Dahlia variabilis*, *Solanum tuberosum*; — *Hyacinthus orientalis*, etc.

De ces différentes formes celle en fuseau, parfois égarée dans certaines cellules à chloroplastes, est de beaucoup la plus répandue : Tige : *Clematis integrifolia*, *Silene inflata*, *Malva sylvestris*, *Pelargonium hederaefolium*, *Sedum arboreum*, *Knautia arvensis*, *Senecio vulgaris*, *Aster laevis*, *Lampsana communis*, *Salvia pratensis*, *Solanum tuberosum*, *Fagopyrum esculentum*; — *Tripsacum dactyloides*; — *Thuya occidentalis*. — Pétiole : *Eryngium campestre*. — Feuille : *Viscum album*; — *Cheiranthus Cheiri*; — *Tulipa Gesneriana*, *Agapanthus umbelliferus*, *Phoenix dactylifera*, etc.

Nous ferons rentrer dans la même catégorie, ou sous-section *a*, certains organites de forme discoïde ou lenticulaire, rappelant celle des corps chlorophylliens de la Section A, mais moins

niveau, présente une couche assez épaisse de tissu fortement coloré en vert à la périphérie.

régulièrement disposés qu'eux sur les bords de la cellule, ou vaguement disséminés dans son intérieur, à surface parfois striée ou fissurée, souvent accompagnés de granulations plus ou moins fines ; d'autres d'un éclat métallique ou d'un vert sombre, tels que ceux que j'ai rencontrés dans le pétiole du Sureau. Traités d'abord par le réactif colorant, puis par l'acide acétique, ces derniers corpuscules nous ont paru se contracter un peu en s'amassant par petits groupes, ou se disséminant au contraire dans la cavité cellulaire, tandis que les chloroplastes se gonflaient légèrement en restant étroitement appliqués aux parois.

Ordinairement colorables par les bleus d'aniline, comme la grande généralité des corps chlorophylliens de la Section B, ces derniers corpuscules peuvent parfois aussi échapper à leur action et je les ai vus, dans la même espèce, se comporter en leur présence tantôt d'une façon, tantôt de l'autre. Tige : *Sedum album* ; — *Lilium Martagon*, *Setaria glauca*, etc., etc.

Il en est parfois de même de certains organites que leurs dispositions morphologiques rattachent plus ou moins étroitement aux corps chlorophylliens de la Section A, d'où la conclusion qu'il n'est pas possible de tracer une ligne de démarcation bien tranchée entre ces derniers corpuscules et ceux compris dans la sous-section *a*, lesquels occupent sans conteste le premier rang dans la série tout entière des pseudo-chloroplastes. Et nous mettrons d'autant mieux en évidence la possibilité de l'existence, entre ces deux groupes, de formes intermédiaires ou de transition, en constatant qu'en définitive la constitution physique de ces deux sortes d'organites nous paraît, sinon la même, tout au moins assez rapprochée.

Ajoutons enfin que, de tous les corps chlorophylliens de la Section B, c'est à ceux de la sous-section *a* que semble devoir s'appliquer avec le plus de précision le nom de *paillettes* dont nous proposons l'emploi pour la généralité des pseudo-chloroplastes, étant donné l'aspect vraiment *pailleté* qui les caractérise. Ce seront pour nous désormais des *paillettes proprement dites*, de formes simples ou variées, les distinguant ainsi des paillettes comprises dans les sous-sections subséquentes.

Sous-section b. — A la suite des paillettes proprement dites dont il vient d'être question, c'est-à-dire d'organites à formes

suffisamment définies pour qu'on puisse y voir l'indice d'une organisation relativement supérieure, nous rencontrons tout un ensemble de corpuscules généralement plus petits, dont la caractéristique morphologique est difficile à établir dans leur ensemble, étant donnée l'extrême variabilité de leurs formes et de leur structure apparente. De là la nécessité de leur assigner un rang inférieur dans la série des corps chlorophylliens. Ce sont en un mot de simples granules chlorophylliens ou *paillettes-granules*, si nous entendons indiquer par là leur plus ou moins d'affinité avec les autres corpuscules de la Section B.

Leurs modes de répartition dans les cellules où ils se montrent plus ou moins localisés ou associés à d'autres organites de la même Section, sont excessivement variables, ce qui exclut toute possibilité de proposer à cet égard aucune formule de quelque précision.

Généralement colorables, eux aussi, par les bleus acides d'aniline, ils se montrent pour la plupart absolument insensibles à l'action de l'eau, comme les corps chlorophylliens de la Section A, de même aussi, ajoutons-le, que ceux de la sous-section *a*, et ce n'est que par exception que je les ai vus parfois se mettre, à son contact, dans un état de diffusion plus ou moins complète. Tige : *Yucca flaccida*. — Feuille : *Viscum album*, *Fraxinus excelsior*, *Phillyrhea media*, *Betula alba* ; — *Hemerocallis fulva*, etc.

Inutile d'insister davantage sur ces sortes d'organites qui sont faciles à reconnaître.

Sous-section c. — Descendant encore d'un degré l'échelle des dégradations morphologiques de la chlorophylle, nous nous trouvons en présence d'organites assez semblables aux précédents, mais plus petits encore, avec formes transitionnelles de calibre varié, les reliant les uns aux autres, ou passant parfois, dans un sens opposé, à un état de diffusion très finement granuleuse.

Souvent associées à quelqu'autre variété de grains-paillettes, ces mêmes granulations peuvent aussi se localiser dans certaines cellules qui se rencontrent volontiers elles-mêmes dans telle ou telle région déterminée de l'appareil végétatif, telles que le tissu lacuneux de la feuille, les assises externes de l'écorce

primaire d'un assez grand nombre de végétaux, le phelloderme des *Ribes* ou le péricycle mou du *Berberis vulgaris*.

De nature certainement protéique, et plus ou moins fortement imprégnées du pigment vert, les granulations en question sont souvent associées à une substance huileuse qui se présente parfois sous la forme d'une gouttelette centrale : Feuille : *Aster laevis;* — *Dracaena Draco*, *Chamaerops humilis*, etc., ou se trouve plus souvent répandue en fines gouttelettes dans la masse granuleuse tout entière : Tige : *Asparagus officinalis*. — Feuille : *Pittosporum Tobira;* — *Cucumis Melo*, *Cucurbita maxima*, *Cirsium arvense*, *Heliotropium europaeum*, etc., etc., et tous les Conifères.

L'étude plus longtemps poursuivie de la chlorophylle granuleuse — mais nous n'insisterons pas davantage sur ce point — nous conduirait par des dégradations insensibles, à la chorophylle amorphe, c'est-à-dire privée de tout élément figuré, telle que H. Mohl l'a signalée chez quelques Phanérogames (1), qu'elle est apparue à M. Belzung dans les graines en maturation de quelques Légumineuses (2), et qu'on la rencontre aussi quelquefois infuse dans le protoplasma de certaines Algues.

Sous-section d. — Que si les fines granulations dont il vient d'être question, au lieu de s'individualiser et de rester éparses sur les bords, ou dans l'intérieur de la cellule, viennent à se grouper en amas plus ou moins volumineux, de forme sphérique ou lenticulaire, comme celle de nos chloroplastes ou corps chlorophylliens de la Section A, mais à contours généralement moins bien arrêtés, d'un vert plus foncé, de plus faible réfringence, et à structure manifestement granuleuse, nous y reconnaîtrons sans peine celle des deux variétés de corps chlorophylliens, seules étudiées par H. Mohl (3), qu'il a décrite en premier lieu, lui assignant ainsi par rapport aux grains de la Section A ou grains de chlorophylle proprement dits, un ordre de priorité qui paraîtra tout à fait injustifié si l'on veut bien tenir compte des considérations morphologiques qui nous font placer au contraire ces derniers organites en première ligne, sans doute possible.

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, 3e édition, p. 125.
(2) *Journal de Botanique*, 1895, p. 41, 43 et 181.
(3) Traduction des deux mémoires de H. Mohl sur la chlorophylle (*Annales*, t. IX et VI des 2e et 4e séries, 1838-1856).

Les fins granules dont ces sortes d'organites sont formés, souvent accompagnés de gouttelettes d'huile et que H. Mohl avait pris d'abord pour des grains d'amidon, font souvent saillie à la surface, selon la juste observation du même auteur, de telle sorte que le contour des grains n'est pas alors formé d'une ligne à courbure uniforme, mais irrégulièrement sinueuse.

Les granulations constituantes de ces sortes d'organites nous ont paru agglomérées d'ordinaire dans une substance fondamentale que j'ai vue parfois se colorer moins vivement par le vert d'aniline que les granulations elles-mêmes, ce qui met bien en évidence la structure réticulo-granuleuse de la petite masse.

La couche extérieure de ces grains aurait vraisemblablement, toujours d'après H. Mohl, « plus de consistance que le reste, puisque, s'il en était autrement, ils se colleraient aux corps étrangers plus souvent qu'ils ne le font, ou, se touchant l'un l'autre, se réuniraient en une masse continue », dernière observation qu'il ne faut pas toutefois accepter sans réserve, attendu que nous les avons vus assez souvent, comme nous le montrerons plus loin, se mettre en confluence, mais seulement, hâtons-nous d'ajouter, sous l'action de l'eau.

Malgré la présence d'une couche périphérique plus consistante, H. Mohl se refuse à reconnaître, chez ces mêmes grains, « la moindre trace d'une membrane qui se différencierait de la substance interne ».

Qu'il en puisse être souvent ainsi, je n'y contredis point, mais je ne saurais néanmoins admettre cette remarque dans sa généralité.

J'ai rencontré parfois, en effet, dans la feuille du *Magnolia grandiflora* par exemple, et dans celle de l'*Aspidistra elatior* de petites sphères hyalines à membrane périphérique très délicate, mais bien nettement accusée, à laquelle adhéraient quelques fins granules chlorophylliens, indice probable d'une formation incomplète ou d'un état de régression plus ou moins avancé, la dite membrane devant, selon toute vraisemblance, englober la masse des granulations constituantes, chez les grains complètement évolués. Nous rappellerons de plus les termes de notre précédent mémoire (p. 366) où il est dit que le réactif iodo-ioduré met bien en évidence la structure réticulée de ces sortes

d'organites et « la membrane hyaline qui en limite les contours ».

Les corps chlorophylliens de la sous-section *d* seront pour nous désormais des *paillettes granuleuses*, ou *granulo-paillettes*.

D'après Duchartre qui, dans ses *Éléments de Botanique* (1) donne un court résumé des observations de H. Mohl, les corpuscules en question seraient très sensibles à l'action de l'eau, en suite de quoi il se formerait dans leur intérieur « une ou plusieurs vacuoles qui distendent la matière verte et se font jour plus tard sous forme de vésicules incolores ».

L'observation de ces phénomènes, fait remarquer H. Mohl, est d'autant plus facile que les grains sont plus espacés dans la cellule, plus facile encore, ajoute-t-il, lorsque, sous l'action du rasoir, ils sont sortis isolément dans l'eau de la préparation. Toutes observations très exactes en soi, mais qu'on a eu le tort de trop généraliser.

Cent cinquante-neuf de nos espèces ont été étudiées à ce dernier point de vue, tige ou feuille, feuille plus particulièrement. Or, sur ce nombre, 70 espèces m'ont offert des paillettes simplement granuleuses, ou oléo-granuleuses, lesquelles se sont montrées très peu sensibles, ou même absolument insensibles à l'action de l'eau : *Acer campestre*, *Ilex Aquifolium*, *Viburnum Tinus*; — *Brassica oleracea*, *Lychnis dioica*, *Phlox paniculata*; — *Allium Porrum*, *Aspidistra elatior*, *Hordeum murinum*; — *Ceratozamia mexicana*, soit 10 espèces prises dans les 4 groupes soumis à mes observations et citées ici seulement à titre d'exemples.

Chez d'autres espèces l'afflux de l'eau sur les grains *in situ* a pour effet de les disloquer en quelque sorte, en les divisant en plusieurs petits fragments : Feuille : *Magnolia grandiflora*, *Hedera Helix*, *Fagus sylvatica*.

Ailleurs on les voit se gonfler, se distendre dans l'eau, de la façon observée par H. Mohl, jusqu'à occuper parfois toute la cavité cellulaire dans un état de confluence plus ou moins accusé.

Enfin, chez certaines espèces, l'action de l'eau, plus énergique encore, a pour effet de réduire les grains en un état de diffusion

(1) P. 125.

plus ou moins complète, ce qui peut s'opérer soit simplement par la mise en liberté des granules constituants, soit avec fusion de ces granules eux-mêmes, auquel cas il ne reste plus dans la cellule qu'un suc amorphe ou une granulation à peine perceptible : Feuille : *Buxus sempervirens*, *Evonymus europaeus*, *Mahonia Aquifolium*, *Ribes nigrum*, *Rosa bengalensis ; — Cirsium arvense*, *Plantago media ; — Gladiolus communis*, *Yucca flaccida*, etc.

Bien que plus ou moins sinueux d'ordinaire, les contours des paillettes granuleuses dont il vient d'être question ne laissent pas de paraître assez nettement accusés. Il en est autrement de certains amas granuleux plus lâchement agglomérés, s'estompant plus ou moins sur les bords où ils paraissent parfois se fondre en quelque sorte avec la granulation plus fine et plus claire qui remplit le reste de la cellule.

De ces derniers organites qu'il est impossible de ne pas rattacher à la série des paillettes granuleuses, les uns se montrent diffusibles dans l'eau : Tige : *Bryonia dioica*, *Cirsium arvense*, *Medicago sativa*. — Feuille : *Beta vulgaris*, *Viola odorata*, tandis que d'autres restent insensibles à son action : Tige : *Cerasus Laurocerasus*, *Mahonia Aquifolium ; — Centaurea Jacea*, *Cichorium Intybus*. — Feuille : *Campanula rapunculoides ; — Arum maculatum*, etc.

Pour l'étude des phénomènes de diffusibilité dont il vient d'être question, il convient de s'adresser à des coupes traitées simultanément par l'alcool à 45 degrés, lequel maintient les paillettes dans leur état normal — sauf pour trois ou quatre espèces chez lesquelles il les diffuse également — et par l'eau distillée dont l'action est instantanée. La coloration d'une troisième coupe par le bleu d'aniline complétera la démonstration. A recommander pour ces petites opérations les coupes pratiquées dans la tige de l'*Aucuba japonica* et du *Ruscus aculeatus*.

Les paillettes granuleuses sont très répandues dans l'appareil végétatif des Phanérogames, comme il résulte du chiffre plus haut cité. Il n'y a pas lieu d'insister davantage.

Indépendamment des différences d'ordre morphologique qui viennent d'être relevées entre les deux principales variétés de corps chlorophylliens, — nos chloroplastes d'une part, les paillettes granuleuses de l'autre — il faudrait encore reconnaître

entre elles — si l'on s'en rapportait exclusivement aux observations de H. Mohl, résumées par Duchartre (1), comme il a été dit plus haut — un caractère différentiel non moins important, dans la propriété qu'auraient seuls les premiers, à l'exclusion des autres, de fabriquer de l'amidon.

Il est vrai que H. Mohl reconnaît l'existence, entre les deux variétés, de formes de transition, étant donné, fait-il observer, que l'on rencontre fréquemment des grains de chlorophylle qui, ressemblant à ceux de sa première variété, — nos paillettes granuleuses — ne laissent pas néanmoins d'enfermer dans leur intérieur un ou plusieurs grains de fécule, si petits parfois, ajoute-t-il, qu'on ne peut les reconnaître qu'après les avoir fait gonfler par l'ébullition, ce qui altère un peu le caractère morphologique des grains où on les rencontre. Plus forts, ils formeraient transition aux grains de l'autre catégorie, normalement producteurs d'amidon, lesquels peuvent alors se gonfler dans l'eau ou résister à son action (2).

Ce sont là des données incomplètes et d'où ne peut sortir qu'une connaissance erronée des conditions de l'amylogenèse dans l'ensemble des corps chlorophylliens. En réalité, ces organites, à quelque sorte ou variété qu'ils appartiennent, peuvent se montrer également doués ou privés de la faculté de fabriquer de l'amidon, cette production ne se réalisant d'ailleurs, chez les grains qui en sont susceptibles, qu'à certaines phases de leur évolution, dans certaines conditions de chaleur et de lumière, *et chez certaines espèces seulement.*

Il ne sera pas inutile de donner ici, à l'appui de cette dernière assertion, le relevé statistique d'assez nombreuses observations recueillies, à des intervalles aussi réguliers que possible, au cours de l'avant-dernière période de végétation active (avril-septembre 1907).

Occupons-nous d'abord de la production de l'amidon dans les différents tissus de l'appareil foliaire.

Sur 143 espèces spécialement étudiées à ce point de vue, j'en trouve 50 chez lesquelles l'amidon apparaît, plus ou moins répandu, en proportions du reste très variables, dans toute l'étendue

(1) *Éléments de Botanique, loc. cit.*
(2) H. Mohl, *Deuxième mémoire*, p. 156 et 157.

du limbe, savoir : 25 Dicotylédones ligneuses, 18 Dycotylédones herbacées et tous les Conifères au nombre de 7 ; 44 où il se localise au contraire, souvent en quantité infinitésimale, dans la région endodermique basilaire de la principale ou des principales nervures, savoir : 21 Dicotylédones ligneuses et 23 Dicotylédones herbacées ; — enfin 49 espèces dont la feuille n'a présenté aucune trace d'amidon dans toute la suite des observations, dont : 14 Dicotylédones ligneuses : *Aesculus Hippocastanum*, *Ailanthus glandulosus*, *Rhamnus Alaternus*, *Rhus glabra*, *Robinia Pseudacacia*, *Sambucus nigra*, *Olea europaea*, *Phyllyrhea media*, *Aristolochia Sipho*, *Ficus Carica*, *Carpinus Betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus Ilex*, *Betula alba ;* — 8 Dicotylédones herbacées : *Cheiranthus Cheiri*, *Saponaria officinalis*, *Hypericum perforatum*, *Geranium pyrenaicum*, *Trifolium rubens*, *Taraxacum Dens-leonis, Primula elatior*, *Linaria vulgaris*, enfin toutes les Monocotylédones, sauf deux espèces dont la feuille nous a paru contenir quelques traces d'amidon, une Liliacée : *Funkia subcordata*, et un Palmier, *Sabal Adansoni.*

En ce qui concerne l'amidon caulinaire, il y a lieu de distinguer entre les plantes herbacées et les végétaux ligneux, me bornant à rappeler, relativement à ces derniers, que la tige des Dicotylédones ligneuses de nos contrées se charge toujours au printemps d'une certaine quantité d'amidon, du reste très variable, lequel se résorbe plus ou moins complètement en hiver.

Étudiée au même point de vue, la tige des plantes herbacées a donné lieu aux observations suivantes : Parmi 48 espèces de Dicotylédones observées, j'en trouve 19 où l'amidon apparaît plus ou moins abondant dans les divers tissus assimilateurs; 19 où il se localise dans l'endoderme ; 10 enfin qui n'en fabriquent point : *Aquilegia vulgaris*, *Paeonia officinalis*, *Lychnis dioica, Bryona dioica*, *Knautia arvensis*, *Lampsana communis*, *Linaria vulgaris*, *Rumex acetosa*, *Campanula rapunculoides*, *Primula elatior*. Aucune trace d'amidon dans la tige des 14 espèces de Monocotylédones herbacées mises à l'étude.

De l'ensemble des observations précédentes nous tirons une conclusion nécessaire, à savoir : qu'on ne saurait admettre sans restriction, avec Sachs et de nombreux botanistes, que les corps chlorophylliens sont préposés, dans la plante, à l'élaboration

d'une substance, l'amidon, « qui serait elle-même le point de départ de tous les principes immédiats organiques, destinés à figurer dans la constitution des végétaux verts (1) ».

Fermant ici la parenthèse ouverte à propos des phénomènes de l'amylo-chlorophyllogenèse, je reprends l'étude des diverses variétés de corps chlorophylliens, non plus, comme précédemment dans leurs dispositions morphologiques, mais au point de vue de leurs divers modes de répartition, soit dans la tige, soit, plus particulièrement, dans l'appareil foliaire.

La question peut être envisagée sous différents aspects.

Je signalerai d'abord certains phénomènes de localisation des deux grands groupes des corps chlorophylliens, ceux de la Section A d'une part, ceux de la Sectien B *in globo*, d'autre part.

C'est ainsi que, considérés dans la tige, ceux de la Section A — nos chloroplastes — se localisent volontiers dans les régions moyennes de l'écorce primaire, et que, dans la feuille, ils ont une certaine tendance à occuper plutôt les cellules du tissu palissadique, les diverses sortes de paillettes se répandant en plus grand nombre dans le tissu lacuneux.

J'ai reconnu aussi dans la feuille de quelques espèces la localisation de ces mêmes chloroplastes dans une suite de cellules perpendiculaires à la nervure médiane, et séparées les unes des autres par plusieurs assises de cellules à paillettes : *Evonymus japonicus*, *Photinia dentata*, *Lonicera Caprifolium*; — *Solanum tuberosum*, — ou leur propension, aussi bien dans la feuille que dans la tige, à se grouper en plages plus ou moins étendues, isolées dans l'ensemble des cellules à paillettes.

Je ferai aussi remarquer incidemment que ce qu'on pourrait appeler la composition de l'appareil chlorophyllien peut n'être pas la même dans les différents organes de la même plante.

Il en est ainsi du *Ruscus aculeatus*, chez qui les chloroplastes, relativement volumineux, qu'on rencontre assez abondants dans la tige, accompagnés de paillettes granuleuses très diffusibles, avec localisation cellulaire très nette des uns et des autres, sont remplacés dans le cladode par des organites en forme de courts

(1) Lanessan, *La Botanique*, p. 344.

fuseaux renflés sur les côtés, avec cellules distinctes à paillettes ou à simples granulations.

Composition analogue à celle du *Ruscus* dans la tige de l'*Aucuba japonica*, tandis qu'on ne trouve dans la feuille de cette même espèce que des cellules à paillettes granuleuses diffusibles, ou à fines granulations.

Les chloroplastes sont beaucoup plus volumineux dans le pétiole que dans le limbe foliaire du *Pelargonium zonale* et du *Viola odorata*.

Ce phénomène de discordance, dont on pourrait sans doute citer de plus nombreux exemples, ne nous a paru nulle part mieux accusé que chez l'*Aristolochia Sipho*, dont la tige et le limbe foliaire ne contiennent, m'a-t-il semblé, que des cellules à chlorophylle granuleuse, qui font place, dans le pétiole, à un certain nombre de chloroplastes, à la vérité assez petits, accompagnés de cellules à paillettes de diverses sortes.

Cela dit en façon d'incidence, je reprends l'étude des phénomènes dans leur généralité, et je cherche à me rendre compte des différents modes de répartition des différentes sortes de corps chlorophylliens dans l'ensemble des tissus assimilateurs.

Et d'abord, on peut noter la présence presque constante, dans la tige, aussi bien des espèces herbacées que des végétaux ligneux, de corps chlorophylliens de la Section A, strictement localisés, comme il a été dit plus haut, dans une certaine catégorie de cellules, et toujours accompagnés, dans les cellules voisines, de l'une ou de l'autre, parfois simultanément de plusieurs des formes comprises dans les quatre groupes subordonnés de la Section B. Les rapports de proportion des différents corps chlorophylliens dans la tige de la même plante, ou par comparaison dans la tige des différentes espèces, sont bien difficiles à évaluer ; une telle étude ne présenterait d'ailleurs qu'un médiocre intérêt, en raison du peu d'importance qu'il convient d'attribuer aux propriétés physiologiques de la chlorophylle dans l'appareil caulinaire.

Je n'insisterai donc pas sur ce point, et j'aborde immédiatement l'étude des mêmes rapports considérés dans la feuille, c'est-à-dire dans la partie du végétal qui peut être regardée à

bon droit comme le lieu d'élection du rôle physiologique de la chlorophylle.

De ce chef, nos observations portant sur un ensemble de 180 espèces, nous aurons à nous demander :

1° De quelle façon les corps chlorophylliens de la Section A et ceux des quatre sous-groupes de la Section B peuvent se répartir, en associations variées, dans la feuille des différentes espèces ;

2° Dans quelles proportions relatives les grains de la Section A et ceux de la Section B pris en bloc, peuvent se trouver associés dans la feuille de la même espèce.

Ce petit travail de statistique, quelque fastidieux qu'il puisse paraître au premier abord, ne laissera pas de nous suggérer certaines vues d'ensemble, susceptibles, croyons-nous, d'introduire quelques notions nouvelles dans l'étude des fonctions chlorophylliennes.

Abordant cette étude sous son premier aspect, nous croyons pouvoir répartir l'ensemble des espèces étudiées par nous à ce point de vue, en 6 groupes assez bien délimités, tout en reconnaissant volontiers qu'il peut leur arriver assez souvent d'empiéter l'un sur l'autre, réalisant ainsi un certain nombre de dispositions transitionnelles dont l'examen sera négligé, jugeant qu'il ne tarderait pas à nous jeter dans le domaine des infiniment petits.

Répartition des différents corps chlorophylliens dans la feuille des différentes espèces.

Premier groupe. — *Chloroplastes exclusifs ou à peu près exclusifs.*

Rumex acetosa.
Potamogeton lucens.

Deuxième groupe. — *Chloroplastes en proportions variées. — Paillettes granuleuses ou granulo-visqueuses, souvent accompagnées de paillettes-granules, ou de simples granulations.*

Magnolia grandiflora.
Mahonia Aquifolium.
Pittosporum Tobira.
Citrus Aurantium.
Vitis vinifera.
Ampelopsis quinquefolia.
Ampelopsis tricuspidata.
Ailanthus glandulosus.
Evonymus europaeus.
Evonymus japonicus.
Ilex Aquifolium.
Rhamnus Alaternus.

Spartium junceum.
Cytisus Laburnum.
Cercis Siliquastrum.
Cerasus communis.
Rosa bengalensis.
Pyrus communis.
Pyrus Malus.
Sorbus Aria.
Sorbus Torminalis.
Philadelphus inodorus.
Hydrangea Hortensia.
Hedera Helix.
Aucuba japonica.
Symphoricarpos racemosus.
Lonicera Caprifolium.
Sambucus nigra.
Viburnum Tinus.
Syringa vulgaris.
Olea europaea.
Ligustrum japonicum.
Nerium Oleander.
Laurus nobilis.
Buxus sempervirens.
Ulmus campestris.
Ficus Carica.
Salix triandra.
Populus pyramidalis.
Quercus coccinea.
Quercus Ilex.
Quercus pubescens.

Ranunculus repens.
Aquilegia vulgaris.
Papaver somniferum.
Viola odorata.
Dianthus Caryophyllus.
Saponaria officinalis.
Lychis dioica.
Geranium pyrenaicum.
Pelargonium hederaefolium.
Pelargonium zonale.
Phaseolus vulgaris.
Fragaria vesca.
Cucurbita maxima.
Cucumis Melo.
Eryngium campestre.
Dipsacus sylvestris.
Cirsium arvense.
Aster laevis.
Dahlia variabilis.
Taraxacum Dens-leonis.
Campanulus rapunculoides.
Plantago media.
Vinca minor.
Phlox paniculata.
Solanum tuberosum.
Rheum undulatum.
Rumex crispus.
Rumex Patientia.
Beta vulgaris.

Iris florentina.
Yucca flaccida.
Lilium candidum.
Hemerocallis flava
Funkia subcordata.
Allium ursinum.
Aspidistra elatior.
Dracaena Draco.
Hydrocharis morsus-ranae.
Alisma Plantago.
Arum maculatum.
Potamogeton gramineus.
Avena sativa.
Baldingera arundinacea.

Abies pectinata.
Cephalotaxus Fortunei.
Torreya myristica.
Taxus baccata.
Cycas circinalis.

Troisième groupe. — *Chloroplastes plus ou moins nombreux. — Paillettes plus ou moins granuleuses; paillettes proprement dites (sous-section a); paillettes-granules; granulations.*

Aesculus Hippocastanum.
Viscum album.
Myrsine africana.
Syringa persica.
Carpinus Betulus.

Brassica oleracea.
Cheiranthus Cheiri.
Agrimonia Eupatorium.
Sedum spectabile.
Knautia arvensis.
Cynara Scolymus.
Centaurea Jacea.
Convolvulus arvensis.

Gladiolus communis.
Narcissus poeticus.
Tulipa Gesneriana.
Hemerocallis fulva.
Agapanthus umbelliferus.
Allium Cepa.
Hyacinthus orientalis.
Tradescantia virginica.
Hordeum vulgare.

Thuya occidentalis.
Taxodium sempervirens.

Quatrième groupe. — *Chloroplastes rares ou très rares chez quelques espèces. — Paillettes-granules; granulations.*

Berberis vulgaris.
Cerasus Laurocerasus.
Photinia dentata.
Jasminum fruticans.
Phillyrhea media.

Clematis integrifolia.
Hypericum perforatum.
Tropaeolum majus.
Pisum sativum.
Begonia semperflorens.
Sedum album.
Sedum arboreum.
Sedum Sieboldii.
Saxifraga japonica.
Onopordon Acanthium.
Primula elatior.
Linaria vulgaris.

Narcissus Pseudo-Narcissus.
Lilium Martagon.
Fritillaria imperialis.
Triticum sativum.
Hordeum murinum.
Dactylis glomerata.
Zea Mays.

Thuyopsis dolabrata.
Picea alba.
Pinus Pinsapo.
Pinus Pumilio.

Cinquième groupe. — *Chloroplastes nuls* (1). — *Paillettes granuleuses ou granulo-visqueuses ; paillettes proprement dites ; granules ou granulations.*

Tilia sylvestris.
Acer campestre.
Acer Pseudo-Platanus.
Rhus glabra.
Robinia Pseudacacia.
Cydonia vulgaris.
Crataegus oxyacantha.
Crataegus pyracantha.
Ribes nigrum.
Fraxinus excelsior.
Fraxinus Ornus.
Platanus occidentalis.
Corylus Avellana.
Fagus sylvatica.
Quercus pedunculata.

Clematis recta.
Paeonia officinalis.

Sixième groupe. — *Chloroplastes nuls. — Paillettes granuleuses; granulations.*

Rubus Idaeus.
Cornus Mas.
Aristolochia Sipho.
Juglans regia.
Betula alba.

Silene inflata.
Geum urbanum.
Cyclamen persicum.
Heliotropium auropaeum.
Salvia pratensis.

(1) A moins que quelques-uns de ces organites, disséminés dans la masse des paillettes, chez certaines espèces, n'aient échappé à mes observations.

Ruscus aculeatus.
Chamaerops excelsa.
Chamaerops humilis.
Latania borbonica.
Sabal Adansoni.
Phoenix dactylifera.
Kentia balmoreana.
Bambusa Metake.
Ceratozamia mexicana.

C'est donc dans une suite de six combinaisons différentes avec des nuances intermédiaires sans doute assez nombreuses, mais dont il serait trop minutieux de tenir compte, que nous voyons se réaliser le phénomène de la répartition des diverses variétés de corps chlorophylliens dans l'appareil foliaire des 180 espèces comprises dans le tableau précédent.

Peut-être y pourrait-on relever quelques indications utiles au point de vue de l'étude des affinités naturelles. La composition de l'appareil chlorophyllien s'y montre, en effet, identique ou tout au moins très analogue chez certaines plantes du même genre : *Acer, Fraxinus, Quercus, Sorbus, Sedum*, ou appartenant même à des groupes plus étendus : Graminées, Palmiers, Conifères. Mais il s'en faut de beaucoup qu'il en soit toujours de même, certaines plantes très voisines dans l'ordre du classement naturel, se trouvant au contraire distribuées dans des groupes chlorophylliens plus ou moins éloignés l'un de l'autre.

Je reconnais d'ailleurs que mes observations sur ce point sont enfermées dans des limites trop étroites pour qu'on puisse en tirer des conclusions utiles, il faudrait pour cela en élargir considérablement le cadre, ce qui ne rentre pas dans le plan du présent mémoire.

Je ne manquerai pas, au contraire, de faire remarquer que les cinquième et sixième groupes comportent l'élimination complète ou à peu près complète de tous corps chlorophylliens de la Section A, élimination qui ne se produit pas brusquement, mais à la suite d'éliminations partielles de plus en plus accusées.

C'est ce que nous allons montrer en nous plaçant au second des deux points de vue indiqués plus haut, lequel nous amène à rechercher dans quelles proportions relatives les corps chlorophylliens de la Section A, d'une part, et ceux de la Section B pris en bloc, d'autre part, peuvent se trouver associés dans la feuille d'une même espèce.

Sur les 180 espèces inscrites au tableau précédent, il y en a

89 chez lesquelles l'association en question m'a paru se maintenir dans un équilibre assez constant, autant qu'en en peut juger par une appréciation très approximative et dont les données comportent nécessairement un peu de vague.

Restent 91 espèces, plus de la moitié, où cet équilibre est rompu par suite de l'élimination, d'abord partielle et progressive dans trois groupes subordonnés l'un à l'autre, puis totale, ou à peu près telle, de tous les corps chlorophylliens de la Section A, dans un dernier groupe correspondant aux quatrième et cinquième groupes du tableau précédent.

Premier groupe. — *Chloroplastes assez rares.*

Philadelphus inodorus.
Lonicera Caprifolium.
Viola odorata.
Eryngium campestre.
Sambucus nigra.
Ulmus campestris.
Solanum tuberosum.

Deuxième groupe. — *Chloroplastes rares.*

Mahonia Aquifolium.
Citrus Aurantium.
Ampelopsis quinquefolia.
Evonymus europaeus.
Evonymus japonicus.
Rhamnus Alaternus.
Cytisus Laburnum.
Cerasus Laurocerasus.
Sorbus Aria.
Sorbus Torminalis.
Photinia dentata.
Viburnum Tinus.
Syringa persica.
Olea europaea.
Buxus sempervirens.
Ficus Carica.
Salix triandra.
Quercus pubescens.

Clematis integrifolia.
Reseda lutea.
Geranium pyrenaicum.
Cucurbita maxima.
Begonia semperflorens.
Saxifraga japonica.
Rheum undulatum.

Hemerocallis flava.
Aspidistra elatior.
Dracaena Draco.
Tradescantia virginica.
Avena elatior.
Avena sativa.
Hordeum murinum.
Triticum sativum.
Zea Mays.

Troisième groupe. — *Chloroplastes très rares.*

Aesculus Hippocastanum.
Ailanthus glandulosus.
Spartium junceum.
Cercis Siliquastrum.
Rosa bengalensis.
Pyrus communis.
Ligustrum japonicum.
Laurus nobilis.
Carpinus Betulus.
Quercus coccinea.
Quercus Ilex.

Lychnis dioica.
Onopordon Acanthium.
Chamaerops humilis.

Quatrième groupe. — *Élimination complète ou paraissant complète des chloroplastes.*

Ce quatrième groupe correspond aux 36 espèces comprises dans les cinquième et sixième groupes du tableau précédent.

On remarquera que c'est chez les espèces ligneuses arborescentes, aussi bien parmi les Monocotylédones que dans le groupe plus important des Dicotylédones, et spécialement chez les arbres feuillus de nos forêts que l'élimination des corps chlorophylliens de notre Section A se réalise de la façon la plus sensible, souvent jusqu'à abolition complète, d'où cette conclusion assez inattendue, à savoir : que ces mêmes corpuscules, supérieurs, au sens morphologique, comme nous l'avons montré, à ceux de la Section B, leur sont au contraire subordonnés au point de vue physiologique, ces derniers organites étant appelés, semble-t-il, à remplir le rôle le plus important dans le phénomène capital de la réduction de l'acide carbonique de l'air. Il y a donc lieu de s'étonner du peu d'attention dont ils ont de tout temps été l'objet, et que les corps chlorophylliens de la Section A soient les seuls, au regard des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires, dont on veuille bien tenir compte dans la presque totalité des ouvrages classiques de la littérature botanique contemporaine. Seul Duchartre, comme il a été dit plus haut, a pris soin de résumer les observations de H. Mohl sur les organites compris dans la sous-section *d* de nos pseudo-chloroplastes.

Tel qui suit aujourd'hui un cours ou consulte un traité quelconque de Botanique, ne pourra donc se faire qu'une idée incomplète et conséquemment erronée par prétérition, de ce qu'il faut entendre, au sens morphologique, par les mots : *corps chlorophylliens*.

Il y a là une méconnaissance de la réalité des faits, contre laquelle il serait, semble-t-il, grand temps de réagir.

Nous consacrerons la dernière partie de ce travail à l'exposé sommaire de quelques observations recueillies au cours du printemps de l'année 1907 sur le mode de formation de la chlorophylle au voisinage du cône de végétation dans la tige de quelques-unes des espèces étudiées ci-dessus à un autre point de vue.

D'après une théorie assez accréditée de nos jours, les corps chlorophylliens proviendraient de l'évolution de certains organites spécialisés préexistant dans les tissus végétaux où ils se multiplieraient indéfiniment par voie de division, et qui, naturellement incolores, ce qui a fait proposer pour eux le nom de leucites, sont susceptibles de s'imprégner de certains pigments et notamment, chez beaucoup d'entre eux, du pigment vert, caractéristique de la chlorophylle, d'où le nom de chloroleucites, association verbale suffisamment indicative des deux états sous lesquels ils se présentent successivement à nous.

Je ne contesterai pas qu'il puisse en être ainsi dans certains cas et peut-être conviendrait-il de considérer comme de véritables leucites les corpuscules mal limités par rapport au protoplasma, dont M. Belzung a constaté la présence dans le pistil de certaines Légumineuses, encore inclus dans la corolle, et qui ne seraient, d'après lui, que les futurs grains de chlorophylle (1).

Ce serait donc là un second mode de formation succédant, à distance, à celui qu'a signalé et si bien décrit le même auteur — ainsi que nous le rappelons plus haut — dans la vie embryonnaire de la plante : évolution de granules d'amidon déposés dans les mailles d'un réseau très délicat de granulations protéiques, qui vient à occuper toute la cavité de certaines vacuoles du protoplasma fondamental, sans intervention d'aucune sorte de corpuscules analogues aux leucites de M. Van Tieghem.

Toutefois nous devons reconnaître, dans ce dernier mode de formation, tout un ensemble de phénomènes essentiellement subordonnés aux circonstances particulières — vie embryonnaire — dans lesquelles ils se produisent. En sera-t-il de même des grains de chlorophylle apparaissant ultérieurement dans les tissus de la plante, une fois celle-ci sortie des phases primordiales de sa croissance, et notamment dans le cône végétatif de la plante adulte?

Plus récemment M. Étard (2), étudiant au point de vue de leurs propriétés chimiques les différentes et assez nombreuses sortes de chlorophylles, fait naître, sans distinction aucune, la généralité des corps chlorophylliens du protoplasma, n'étant

(1) *Journal de Botanique*, 1895, p. 101 et 102.
(2) *La biochimie et les chlorophylles*, 1906, p. 67.

eux-mêmes en définitive, que du protoplasma différencié.

Nous nous rangeons volontiers à l'opinion de M. Étard, en ce qui concerne tout au moins l'origine des corps chlorophylliens dans le cône végétatif de la plante adulte, chez les végétaux supérieurs, les seuls dont nous ayons à nous occuper ici.

Ils nous y semblent tirer leur origine, comme nous l'avons du reste déjà donné à entendre, de certains granules ou plastides protéiques, formés par *différenciation actuelle et directe* au sein du protoplasma fondamental, avec intervention, à certaines phases de leur évolution et chez certaines espèces seulement, de l'amidon.

Considérons ce qui se passe dans une jeune pousse de Laurier rose par exemple, en voie d'élongation. A une distance encore assez rapprochée du cône on ne tarde pas à voir s'accuser entre les cellules grandissantes une différenciation assez sensible. Les unes continuent plus ou moins par la suite de présenter l'aspect granuleux dont elles étaient toutes affectées au début, — se colorant toutes aussi également alors par les bleus d'aniline, — les autres au contraire ne tardent pas à s'éclaircir ; ce sont celles où vont se localiser les corps chlorophylliens de la Section A, chloroplastes ou grains de chlorophylle proprement dits.

Ceux-ci apparaissent sous forme de corpuscules d'abord incolores — granules ou plastides — disséminés dans la couche périphérique persistante du protoplasma fondamental, dans la masse duquel ils se trouvaient précédemment plus intimement engagés. Observés à cette première phase de croissance, les dits corpuscules, se colorant d'abord en jaune au contact des réactifs iodés, vont bientôt prendre, sous l'influence des mêmes réactifs, une coloration brunâtre, indice certain de la présence, dans la petite masse, d'un noyau amylacé, de formation subséquente aux premiers phénomènes de différenciation, avec couche superficielle, plus ou moins épaisse, de substance protéique. L'alcool absolu, décolorant un peu cette dernière couche, met bien en évidence la couleur violacée du petit granule d'amidon inclus, tandis que l'acide acétique réduit l'ensemble des grains en une masse d'un bleu plus ou moins foncé.

Continuant ensuite l'observation sur d'autres coupes pratiquées d'abord au même niveau, puis successivement de haut

en bas, on constate que l'amidon ne tarde pas à se résorber, les plastides formateurs continuant de grossir en s'imprégnant peu à peu du pigment vert. Nous attendrons désormais l'achèvement de leur croissance, pour y voir réapparaitre la substance amylacée.

Même mode d'évolution ou très analogue, avec formation d'amidon transitoire dans la tige de *Sambucus nigra*, *Buxus Sempervirens*, *Cercis Siliquastrum*.

Chez d'autres espèces (*Evonymus japonicus*, *Photinia dentata*, *Aesculus Hippocastanum*), étudiant, au premier printemps, les phénomènes du retour à la vie active dans le cône de végétation, j'ai constaté, qu'après absorption complète d'une petite quantité d'amidon, préexistant à la base du bourgeon dormant, la réapparition de cette même substance dans les plastides formateurs en voie de croissance, y précédait également ou y accompagnait, au début, celle du pigment vert, sans que j'aie pu y reconnaître avec certitude le passage d'un amidon transitoire.

Dans tous les cas précités, le noyau amylacé, à quelque moment qu'il se forme dans le plastide formateur en voie d'évolution chlorophyllienne, nous apparaît donc comme le produit synthétique de l'activité propre de ce même plastide, avec le concours, suivant toute probabilité, dans une certaine mesure, des principes immédiats ambiants. Dans la vie embryonnaire de la plante, c'est au contraire, comme l'a montré M. Belzung, de la réduction d'un ou de plusieurs granules d'amidon que proviendrait le corpuscule destiné à évoluer dans le sens chlorophyllien.

Toutefois, quoiqu'il y ait dans ces deux cas de formation mis en présence, interversion dans l'ordre d'apparition et les rapports génétiques des deux substances, protéique et amylacée, on ne saurait méconnaître la réalité et l'efficacité de leur action combinée dans l'élaboration du corps chlorophyllien.

Il y a là de réelles et remarquables analogies dont on aurait tort de ne pas tenir compte, mais j'ajoute immédiatement qu'il s'en faut de beaucoup que les choses se passent toujours de la même façon, comme il est facile de le montrer par l'étude de la chlorophyllogenèse, chez beaucoup d'autres espèces.

Prenons par exemple et disséquons le bourgeon hibernant du

Sycomore où nous savons qu'il ne se trouve pas de chlorophylle ; on n'y trouve pas davantage d'amidon, et il en sera de même au premier printemps, époque où nous verrons, dans la tige en croissance, les plastides formateurs, incolores au début, s'imprégner peu à peu du pigment vert et parachever leur évolution jusqu'à complet développement, sans aucune participation de l'amidon, substance qui n'y doit apparaître qu'au commencement de la période estivale.

Ces observations datent des mois de mars et avril 1907 ; en mai 1896 (*Annales*, p. 324) la jeune pousse étant vraisemblablement arrêtée dans sa croissance, j'avais vu, chez le Sycomore, l'amidon se répandre jusqu'au voisinage du cône. Au 1er juillet 1907 il était redescendu à un niveau bien inférieur.

Je n'oserais affirmer que certains phénomènes d'alternance dans la production de l'amidon ne puissent se réaliser parfois chez les espèces suivantes, bien que j'y aie vu constamment, au cours du printemps de l'année 1907, les grains de chlorophylle effectuer leur complète évolution, dans les tissus assimilateurs, sans aucun concours, m'a-t-il semblé, de cette substance : *Pittosporum Tobira*, *Vitis vinifera*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Staphylea pinata*, *Robinia Pseudacacia*, *Cerasus Laurocerasus*, *Rosa bengalensis*, *Rubus Idaeus*, *Pyrus communis*, *Fraxinus excelsior*, *Syringa vulgaris*, *Taxus baccata*.

Nous sommes de plus fondé à croire que l'évolution des plastides chlorophylliens doit s'effectuer de même sans le concours de l'amidon, chez les diverses espèces où j'ai constaté l'absence de cette substance, d'avril à septembre, dans les organes verts, ou sa stricte localisation dans la région endodermique.

Nous n'avons jusqu'ici considéré les phénomènes chlorophyllogénétiques qu'au regard des grains de la Section A, toujours localisés, comme nous l'avons montré, dans des cellules spéciales, à contenu promptement éclairci, et par suite d'une observation relativement facile.

L'étude, au même point de vue, des pseudo-chloroplastes — paillettes ou variétés diverses des corps chlorophylliens de la Section B — nous conduirait sans doute aux mêmes conclusions : formation tantôt avec le concours, tantôt sans le concours, de l'amidon. Peut-être cependant ne serait-il pas aisé

de les appuyer sur des observations positives, eu égard à la grande diversité de ces mêmes corpuscules dans leurs dispositions morphologiques, et à l'extrême ténuité de beaucoup d'entre eux ou des particules constituantes de certains autres.

Le processus de formation de la chlorophylle peut être qualifié de mixte chez les *Berberis* et les *Ribes*, en ce sens qu'il s'y effectue : 1° sans le concours de l'amidon dans l'écorce primaire, destinée, comme on sait, à une prompte mortification, et où les chloroplastes sont très multipliés, 2° avec son concours, dans les régions phellodermique ou péricyclique de ces mêmes végétaux où nous n'avons jamais rencontré qu'une chlorophylle simplement granuleuse.

Nous passons maintenant à l'étude des corps chlorophylliens considérés en eux-mêmes, aux premières phases de leur évolution, abstraction faite des phénomèmes de synthèse amylacée dont certains d'entre eux peuvent être le théâtre.

Sur coupes pratiquées à peu de distance du cône végétatif on ne tarde pas à distinguer dans les cellules à suc clair, les plastides formateurs de nos chloroplastes, et à les voir, d'abord incolores, puis parfois légèrement teintés de jaune, tantôt se répandre presqu'aussitôt sur les bords des cellules grandissantes, ou y rester d'abord quelque temps inclus dans une couche plus ou moins épaisse de protoplasma périnucléaire : *Aesculus Hippocastanum*, *Ribes nigrum*, *Aucuba japonica*, etc., etc.

Entre temps ils se sont peu à peu imprégnés du pigment vert, caractéristique de la chlorophylle. Enfin, la cellule ayant achevé sa croissance, on les trouve tous répartis plus ou moins régulièrement contre les parois, continuant d'adhérer intimement à la couche persistante, très amincie, de l'utricule primordial.

Nous n'entrerons pas dans le détail des mouvements bien connus qui sont imprimés à ces délicats organites sous l'influence de certaines incidences des rayons lumineux, se portant tantôt sur les parois tangentielles, tantôt sur les parois radiales de la cellule, parfois aussi se groupant temporairement autour du noyau, phénomène assez fréquent dans les cellules encore jeunes et que j'ai vu se produire aussi dans les

feuilles adultes de *Sedum Sieboldii* sous l'action d'une radiation lumineuse très intense.

Les phénomènes de l'inclusion primitive de nos corpuscules dans la couche périphérique du plasma fondamental et de leur adhérence persistante à l'utricule primordial, nous ont paru beaucoup moins accusés chez les corps chlorophylliens de la Section B que chez les autres, et le mode même de répartition de beaucoup d'entre eux contre les parois de la cellule, bien plus variable dans une constante irrégularité. Ajoutons qu'on les voit même assez souvent s'en détacher pour se répandre çà et là dans le suc cellulaire

Nous terminons ici la suite de nos observations sur les divers modes de formation et sui les allures primitives des différents corps chlorophylliens.

CONCLUSIONS

De l'ensemble des observations consignées au présent mémoire, nous nous croyons un droit de conclure :

1° Que les corps chlorophylliens considérés dans l'ensemble des végétaux Phanérogames : Angiospermes et Gymnospermes, se divisent en deux catégories principales : *Section A*, à corpuscules monotypes, toujours localisés dans des cellules spéciales ; — *Section B*, comprenant au contraire quatre variétés subordonnées, chacune d'elles pouvant de même se localiser dans des cellules spéciales, ou s'associer au contraire de diverses façons, dans la même cellule, et cela aussi bien dans les tissus assimilateurs de la tige que dans ceux de la feuille, tant des espèces ligneuses que des espèces herbacées ;

2° Que les corps chlorophylliens de la Section A, morphologiquement supérieurs aux autres, leur sont au contraire subordonnés au point de vue du rôle que la chlorophylle est appelée à remplir dans le phénomène capital de la réduction du gaz acide carbonique de l'air ;

3° Que les corps chlorophylliens des deux Sections peuvent se former, selon les diverses espèces, tantôt avec le concours, tantôt sans le concours de l'amidon, ces deux modes de formation pouvant du reste se trouver associés dans la même espèce ;

4° Que, dans les phases ultérieures de leur évolution et notamment pendant la période estivale, ils peuvent indifféremment, quel que soit d'ailleurs leur mode de formation, fabriquer ou ne pas fabriquer d'amidon ;

5° Et que, conséquemment, cette dernière substance à l'état figuré reste complètement étrangère, dans bien des cas, contrairement à une opinion généralement admise, à l'élaboration des substances constitutives de l'appareil végétatif chez les plantes vertes.

RECHERCHES

SUR LES

MOUVEMENTS DE LOCOMOTION
DES ORGANISMES INFÉRIEURS
AUX BASSES TEMPÉRATURES

Par Em. C. TEODORESCO

L'action des basses températures sur les organismes, a été l'objet de nombreuses recherches ; c'est ainsi qu'on a déterminé le minimum de température à laquelle diverses fonctions cessent d'avoir lieu ; ensuite, depuis que l'on peut obtenir des froids excessifs par la liquéfaction de l'air et de l'hydrogène, on a réalisé plusieurs expériences, pour voir quelles sont les températures les plus basses auxquelles résistent les cellules vivantes et on a trouvé, par exemple, que certaines graines supportent, pendant une demi-heure, une température de —250°, sans perdre leur pouvoir germinatif (1). Dans ce cas, la résistance du protoplasma dépend, à ce qu'il paraît, de la quantité d'eau et de gaz qu'il renferme (2) ; dès que le protoplasma a atteint, par la dessiccation, son maximum de concentration, il échappe complètement à l'action des basses températures, il ne gèle pas et la graine conserve son pouvoir germinatif.

En ce qui concerne l'influence des températures inférieures sur les mouvements protoplasmiques et surtout sur les mouvements de locomotion, nos connaissances laissent encore beaucoup à désirer ; or l'étude de la résolution de cette question est

(1) Thyselton Dyer, *On the infl. of the temperature of liquid hydrogen on the germinative power of Seeds* (Annals of Botany, vol. III, 1899, p. 599).

(2) P. Becquerel, *Recherches sur la vie latente des graines* (Ann. des Sc. nat., Bot., 9e série, t. V, 1907, p. 288).

très importante au point de vue théorique, car elle peut éclaircir certaines autres questions, non encore élucidées, relatives à la vitalité du protoplasma. Pour combler cette lacune, j'ai entrepris une série d'expériences, dont les résultats sont consignés dans le présent travail. On en verra que, contrairement à ce qu'on croyait jusqu'à présent, mes recherches conduisent à la conclusion, que les mouvements protoplasmiques ont encore lieu, bien que très ralentis, jusqu'à des températures assez inférieures au point de congélation de l'eau pure.

Mais avant d'aborder directement mon sujet, je vais résumer en quelques lignes l'état de la question jusqu'à ce moment.

C'est Dutrochet qui, en 1837 (1), observa le premier, chez les végétaux, les mouvements du protosplama aux basses températures. « J'ai vu, dit-il, la circulation du Chara continuer dans l'eau refroidie à zéro et même j'ai observé cette circulation pendant douze heures dans l'eau refroidie à un degré au-dessous de zéro et non convertie en glace pendant cet espace de temps ; cette circulation existe donc, tant que l'eau conserve sa fluidité. »

Quelques années plus tard, Unger (2) publiait, dans son travail sur les zoospores du *Vaucheria*, l'observation suivante : les zoospores de cette algue se trouvant dans un verre de montre et nageant dans l'eau, il y ajouta de la neige ; la température de l'eau tomba alors à près de zéro ; il observa néanmoins que les zoospores continuèrent à nager, pendant un quart d'heure, avec la même vivacité qu'auparavant.

Cohn (3) dit, sans préciser d'ailleurs le degré de température, que le froid par lui-même n'est pas défavorable à la vie des zoospores de l'*Hæmatococcus pluvialis*, tandis que la gelée les tue. Le même auteur a pu constater (4), que les mouvements protoplasmiques dans les cellules du *Nitella syncarpa* continuent, bien que très ralentis, jusqu'à deux degrés sous zéro,

(1) Dutrochet, *Comptes rendus*, t. V, 1837, et *Ann. des Sc. nat.*, *Bot.*, 2e série, t. IX, 1838, p. 25.

(2) F. Unger, *Die Pflanze im Momente der Thierwerdung*, 1843, p. 57.

(3) Cohn, *Nachträge z. Naturgeschichte des Protococcus pluvialis* (Nova Acta Leopold.-Carol., vol. XXII, 1850, p. 720).

(4) Cohn, *Botan. Zeitung*, 1871, p. 723.

tandis que Naegeli (1) avait observé quelques années auparavant, chez la même plante, que les mouvements cessent près de 0°.

Rostafinski (2) rapporte que les zoospores de l'*Hæmatococcus pluvialis*, placées dans la glace qui fond, offrent des mouvements vibratoires très vifs.

Dans une note publiée la même année, Kjellmann (3) a relaté les observations très intéressantes qu'il fit sur le développement des algues de Mosselbay (Spitzberg). Selon cet auteur, l'activité vitale de beaucoup d'algues, qui croissent dans cette localité, n'était pas diminuée pendant l'hiver 1872-73, quoique la température de l'eau fût descendue entre — 0,5° et — 1,8° ; beaucoup d'espèces présentaient des cellules remplies de zoospores, d'autres vides, ayant une ouverture, par laquelle s'était effectuée la sortie ; vers la fin de la saison, les cellules à zoospores étaient plus rares, tandis que les cellules vides devinrent très communes. Les zoospores avaient donc abandonné leurs sporanges et avaient nagé dans l'eau refroidie jusqu'à — 1,8°.

Kraus (4) analysant la note précédente, confirme les constatations de Kjellmann, par ses propres observations, faites sur l'*Ulothrix tenuis* ; les zoospores de cette algue continuent leurs mouvements, pendant un quart d'heure au moins, dans l'eau refroidie entre 0° et — 2°.

L'année suivante Dodel (5) constate que les zoospores de l'*Ulothrix zonata* se développent et germent à une température très voisine de zéro et que les filaments, qui se trouvaient, pendant l'hiver, dans la glace autour d'une source, présentaient à chaque moment tous les états de développement.

D'après Velten (6), les mouvements protoplasmiques dans les cellules du *Chara fœtida*, du *Valisneria spiralis* et de l'*Elodea canadensis* cessent à une température voisine de zéro.

(1) Nægeli, *Beitrage z. wiss. Botanik*, Heft II, 1860, p. 77.

(2) Rostafinski, *Quelques mots sur l'Hæmatococcus lacustris* (Mém. Soc. nat. Cherbourg, t. XIX, 1875, p. 137).

(3) Kjellmann, *Végétation hivernale des Algues à Mosselbay* (Comptes rendus, t. LXXX, 1875, p. 474).

(4) Kraus, *Bot. Zeitung*, 1875, p. 774.

(5) Dodel, *Ulothrix zonata, ihre geschlechtl. u. ungeschlechtl. Fortpflanzung* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd X, 1876, p. 484).

(6) Velten, *Die Einwirkung d. Temperatur auf die Protoplasmabewegung*. Flora, 1878, p. 177.

Strasburger (1) constate que les zoopores de l'*Hæmatococcus lacustris* et du *Chilomonas curvata* nagent encore dans l'eau refroidie à zéro, parmi les morceaux de glace, tandis que celles du *Botrydium granulatum* cessent leurs mouvements, lorsque la température de l'eau descend jusqu'à + 6°, mais elles recommencent à nager lorsque la température s'élève au-dessus de + 6°.

Klemm (2), dans ses recherches sur la désorganisation de la cellule, renouvelant les expériences de Kühne et de Hofmeister, constate que les mouvements dans les poils absorbants de *Trianea*, continuent d'avoir lieu jusqu'à — 2°.

Enfin, dernièrement, Pütter (3) a vu que le *Chilomonas paramaecium* et l'*Euglena viridis* ralentissent leurs mouvements quand on refroidit l'eau, mais ils supportent assez bien le froid ; cet auteur observa les Flagellées mentionnées nager dans l'eau refroidie à près de zéro « in unmittelbarer Nähe einer Eiskrüste, die sich am Rande des Schälchens gebildet hatte ».

MÉTHODES DE RECHERCHES

Dans les expériences faites au sujet de l'action des basses températures sur les mouvements protoplasmiques, on s'est, presque toujours heurté à une grande difficulté. En effet, le plus souvent on ne peut faire les observations que sur du matériel, qui se trouve dans l'eau plus ou moins pure. Lorsque les mouvements cessent vers 0°, les recherches ne présentent aucun inconvénient ; mais il n'en est pas de même, si les mouvements pouvaient continuer à des températures inférieures à zéro ; dans ce dernier cas, l'eau ne reste pas fluide, elle se prend plus tôt ou plus tard en glace.

Dans mes expériences sur les mouvements de locomotion des zoospores et d'autres organismes mobiles, j'ai essayé d'empêcher, autant que possible, la congélation de l'eau. Les méthodes,

(1) Strasburger, *Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen.* Iena, 1878, p. 62.

(2) Klemm, *Desorganisationserscheinungen d. Zellen* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd XXVIII, 1895, p. 643).

(3) Pütter, *Studien u. Thigmotaxis bei Protisten* (Archiv f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1900, Suppl., p. 250).

dont je me suis servi sont d'une extrême simplicité et sont basées sur les principes connus depuis longtemps en physique. La méthode est un peu différente, suivant qu'on doit expérimenter sur des organismes d'eau douce ou bien sur ceux qui vivent naturellement dans l'eau salée.

1° *L'eau salée.* — On sait que l'eau qui tient en dissolution des substances étrangères, des sels par exemple, se prend plus difficilement en glace que l'eau pure, ou pour mieux dire se prend en glace à une température plus basse que l'eau pure. C'est ainsi que l'eau douce des rivières et des lacs d'eau douce, se couvre plus vite d'une couche de glace, que l'eau des lacs saumâtres et salés. L'eau salée reste fluide non seulement lorsque la colonne mercurielle du thermomètre a atteint le point zéro, mais aussi quand celle-ci tombe plus bas; dans ce cas, il faut un froid plus intense, une température plus basse, pour que les particules de l'eau s'agrègent et s'immobilisent sous forme d'une masse solide. Depuis Blagden (1) on sait que le point de congélation d'une solution est proportionnel à la concentration, c'est-à-dire au poids de sel dissous dans l'unité de volume d'eau. En réalité une solution ne se prend pas en glace entièrement tout d'un coup et le point de congélation ne reste pas permanent, mais baisse peu à peu. En effet, Rüdorff (2) a montré que lorsqu'on refroidit une solution, une partie de l'eau commence à se séparer sous forme de cristaux et la solution devient plus concentrée; si l'on continue à refroidir cette dernière, une nouvelle quantité d'eau pure se sépare sous forme de cristaux et ainsi de suite.

En me basant sur cette propriété des solutions, j'ai entrepris plusieurs expériences aux basses températures, sur les mouvements du *Dunaliella*, organisme que l'on trouve souvent en très grande quantité dans les lacs salés de Roumanie. Les résultats de mes recherches ont été publiés en 1905 et en 1906 (3). Quand la solution est très concentrée, comme cela a été le cas dans mes expériences, on peut la maintenir à l'état liquide jusqu'à —20° et même jusqu'à —25°.

(1) Cité par Dastre, *Cryoscopie*, 1901, p. 614.
(2) Rüdorff, *Ueber das Gefrieren des Wassers aus Salzlösungen* (Ann. d. Physik u. Chemie, Bd CXIV, 1861, p. 63).
(3) *Comptes rendus*, février 1905, et *Rev. gén. de Bot.*, t. XVIII, 1906.

2° *L'eau douce.* — Mais dans certaines conditions, il peut arriver que l'eau pure ou plus ou moins pure, soit amenée à une température inférieure à son point de congélation, sans cependant passer à l'état solide. On dit alors qu'il y a surfusion. C'est ainsi que l'eau pure a pu être conservée à l'état liquide jusqu'à — 20° (1) et même jusqu'à — 25° (2). Le phénomène de la surfusion se produit :

1° Lorsque le liquide n'a été soumis, pendant le refroidissement, à aucun choc, aucun mouvement.

2° Il est facilité, si le liquide est placé dans un petit espace, un tube capillaire par exemple, comme l'ont montré Sorby (3) et Mousson (4) ; ces auteurs ont constaté que dans un tube capillaire, l'eau se maintient à l'état liquide jusqu'à — 7° et même jusqu'à — 15°.

3° Dufour (5) a trouvé que le phénomène de la surfusion se produit également, lorsque l'eau se trouve à l'état de petites gouttelettes, nageant dans un liquide de même poids spécifique ; dans un mélange de chloroforme et d'huile d'amandes, l'eau reste liquide jusqu'à — 8° et même jusqu'à — 12°.

4° La surfusion se maintient jusqu'à une température d'autant plus basse, que l'eau contient moins d'air.

5° Puisque pour l'eau, le refroidissement produit, à partir de 4°, une augmentation de volume, il est évident, *a priori*, qu'une pression énergique doit contrarier cet effet physique et tendre à maintenir l'eau à l'état liquide ; c'est ce qu'a montré expérimentalement William Thomson (6).

6° Enfin le phénomène dépend de la vitesse de refroidissement ; l'état de surfusion se maintient jusqu'à une température d'autant plus basse, que le refroidissement s'effectue moins vite.

J'ai réalisé la surfusion de l'eau douce, en me servant de

(1) Dastre, *loc. cit.*, p. 618.

(2) Bachmatjew, *Experimentelle entomologische Studien* (Temperaturverhältnisse bei den Insecten), 1901, p. 80.

(3) Cité par Rüdorff, *loc. cit.*, p. 63.

(4) Mousson, *Einige Thatsachen betreffend das Schmelzen u. Gefrieren d. Wassers* (Ann. d. Physik. u. Chemie, Bd CV, p. 161.

(5) Dufour, *Ueber das Erfrieren des Wassers* (Ann. d. Physik u. Chemie, Bd CXIV, 1861, p. 532).

(6) Cité par Ostwald, *Lehrb. d. allgemeinen Chemie*, 2e Aufl., Bd I, p. 1013.

tubes capillaires, dont le diamètre intérieur a varié entre 90 μ et 450 μ. Ces tubes, qu'on prépare soi-même, doivent être à parois assez minces ; sans cela les organismes, qui y nagent, sont tellement difformés, qu'il devient impossible de distinguer les mouvements, lorsque ceux-ci sont très ralentis, comme cela arrive toujours aux basses températures.

Mais parfois, surtout lorsque les expériences sont effectuées à une température qui n'est pas trop basse, on peut placer la goutte d'eau contenant les organismes, entre la lame porte-objet et la lamelle ; à cet effet on ajoute à la goutte d'eau quelques menus grains de sable ; quand on veut connaître la distance qui sépare la lame de la lamelle, on emploie, à la place des grains de sable, des petits morceaux d'un fin tube capillaire, dont le diamètre extérieur est connu ; les grains des able, ainsi que les morceaux de tube capillaire maintiennent éloignées l'une de l'autre la lame et lamelle ; de cette façon, la lamelle sur laquelle doit s'appuyer, comme on le verra par la suite, le réservoir du thermomètre, n'écrase pas les zoospores, qui nagent dans l'eau. Avec l'eau douce, ce procédé peut être employé toutes les fois que la température ne descend pas au-dessous de — 6° ; l'eau reste liquide, pourvu qu'on ait soin d'éviter, pendant le refroidissement, tout choc, ou mouvement ; avec l'eau salée, surtout lorsqu'elle est suffisamment concentrée, le procédé peut être employé jusqu'à — 20° et même jusqu'à une température encore plus basse.

Dans mes expériences sur les mouvements des organismes d'eau douce, j'ai essayé, parfois, de faciliter la surfusion, en ajoutant à l'eau des quantités variables de sels ; mais en ce cas-là la pression osmotique de la solution ne doit pas dépasser, bien entendu, une certaine limite ; autrement les zoospores diminuent ou même cessent leurs mouvements.

Presque toujours, j'ai eu recours à l'appareil bien connu de Molisch, que cet auteur a décrit dans son mémoire intitulé *Untersuchungen über das Esfrieren der Pflanzen* (Jena, 1897) (1). J'observerai seulement que pour nous faire une idée exacte de la marche réelle de la température des préparations, qu'on place sur la platine du microscope, il faut que le réservoir du ther-

(1) Cet appareil est construit par la maison Reichert, de Vienne.

momètre se trouve au centre de la chambre occupée par le microscope, c'est-à-dire à côté de l'objectif et s'appuyant sur la platine (fig. 1, *t*). Si le réservoir du thermomètre se trouve rapproché de la double paroi, qui contient le mélange réfrigérant, comme c'est le cas habituel, dans les instruments construits par Reichert, alors le thermomètre marque une température, qui peut être de 1 à 2° plus basse que la température de la platine du microscope, sur laquelle se trouve la préparation. En effet, quoique le microscope soit presque entièrement introduit dans la boîte réfrigérante, il s'échauffe un petit peu par conductibilité, vu qu'une partie du tube de tirage et la vis micrométrique se trouvent à l'extérieur. Lorsqu'on travaille pendant l'hiver, on peut obvier à cet inconvénient, en effectuant les expériences dans une chambre froide, ou mieux dehors.

Pour refroidir l'appareil de Molisch, je me suis servi d'un mélange de neige (je n'ai fait mes expériences que pendant l'hiver) et d'alcool plus ou moins fort, suivant le besoin. L'abaissement de température, qu'on peut réaliser à l'intérieur de l'appareil réfrigérant, dépend, bien entendu, de la température de la chambre où l'on travaille.

Mais l'appareil de Molisch n'est pas toujours commode ; d'abord il n'est pas facile d'abaisser lentement et graduellement la température ; or, refroidir lentement l'eau des tubes capillaires, est une condition essentielle, dont dépend la possibilité de maintenir l'état de surfusion, jusqu'à une température assez basse. Ensuite, il faut parfois continuer plus longtemps l'expérience ; mais on ne peut atteindre ce but qu'en renouvelant le mélange réfrigérant, ce qui n'est pas commode non plus. Pour ces raisons, j'ai apporté une modification à l'appareil de Molisch, en le transformant en un cryogène, où le froid est obtenu par l'évaporation de l'acide carbonique liquide (fig. 1). A cet effet, j'ai fait remplacer la boîte à double parois en zinc, par une boîte plus résistante en cuivre nickelé ; à l'intérieur de la chambre formée par la double enveloppe, court un serpentin, *ss*, communiquant, par le raccord *a*, avec le récipient R, qui contient l'acide carbonique ; le serpentin s'ouvre, par son extrémité inférieure *b*, au fond du vase en cuivre. Dans la

paroi supérieure de ce dernier, sont pratiquées plusieurs ouvertures *dd*, qui établissent une communication permanente entre l'intérieur et l'extérieur du vase ; par ces orifices s'échappe le gaz, qui provient de l'évaporation de l'acide carbonique ; un seul orifice ne suffit pas, vu que la pression devient, par moment, si

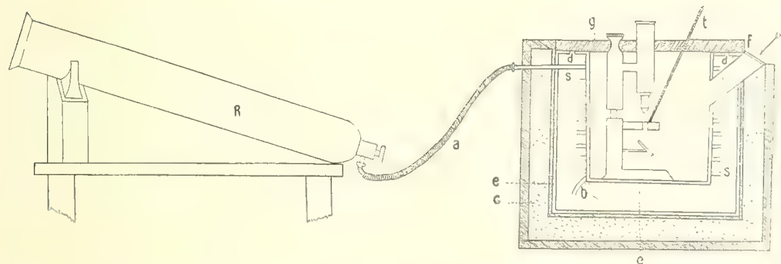


Fig. 1. — Schéma de l'appareil réfrigérant de Molisch, modifié de façon à produire le refroidissement à l'aide de l'acide carbonique liquide. — *c*, double enveloppe en bois remplie de sciure de bois ; *ee*, double enveloppe en cuivre nikelé ; *dd*, ouvertures de la boîte en cuivre ; *g*, couvercle en bois ; *f*, fenêtre; *ss*, serpentin ; *b*, ouverture du serpentin à l'intérieur de la boîte en cuivre ; *t*, thermomètre, dont le réservoir s'appuie sur la platine du microscope, à côté de l'objectif; *a*, raccord; R, réservoir à acide carbonique liquide.

grande qu'elle peut déformer la boîte en cuivre, comme il m'est arrivé dans mes premières expériences. On peut, si l'on veut, verser de l'alcool dans la boîte en cuivre qui, en se refroidissant au contact du serpentin, maintient plus longtemps la température de l'appareil à un degré bas. Comme cet appareil n'a été achevé que vers la fin de mes recherches, je n'ai pu l'utiliser que dans un nombre restreint d'expériences; la plupart de mes observations ont été faites à l'aide de l'appareil de Molisch.

Quand on n'a pas à sa disposition l'appareil de Molisch, on peut effectuer les expériences d'une manière plus simple. On prend une petite cuvette en verre, à parois parallèles, comme celles, par exemple, qu'on emploie dans les recherches de spectroscopie ; on bouche l'ouverture à l'aide d'un bouchon à deux trous: par l'un on introduit un petit thermomètre, qui permet de déterminer la température intérieure, par l'autre, qui est très petit, passe le tube capillaire contenant les zoospores, sur lesquelles portent les observations ; les zoospores sont introduites dans la partie inférieure du capillaire, dont

l'ouverture fut fermée à la lampe. On enfonce la cuvette dans le mélange réfrigérant et on la retire de temps en temps, pour observer la température et les mouvements des zoospores. Les expériences faites à l'aide de la cuvette ne sont pas très commodes, cela va sans dire ; mais faute de mieux, et avec un peu de bonne volonté, on peut souvent arriver à de bons résultats.

EXPOSÉ DES OBSERVATIONS

Mes expériences ont porté principalement sur les zoospores des Algues, des Flagellés et des Myxomycètes ; j'ai fait aussi quelques observations sur les Diatomées ; ensuite, pour généraliser un peu les faits, j'ai étudié encore quelques Infusoires.

I. — Algues, Flagellés, Diatomées.

1. — Hæmatococcus pluvialis.

Pour obtenir les zoospores de cette Clamydomonadinée, je me suis toujours servi du matériel d'herbier, que j'avais récolté à Bucarest en février 1902. C'est d'ailleurs un des meilleurs moyens pour obtenir à volonté les zoospores de cette algue ; il suffit de placer le matériel desséché dans un verre de montre avec de l'eau de source, pour avoir, après vingt-quatre heures, de nombreuses formes mobiles. Les zoospores étant phototactiques, elles se rassemblent en grande quantité sur le côté éclairé ; en y introduisant l'extrémité d'un fin tube capillaire, un index d'eau y pénètre ; puis on ferme à la lampe l'une des extrémités du tube. Il faut toujours expérimenter avec de nombreuses zoospores, parce que, à cause des variations individuelles, on a la chance de voir résister, jusqu'à la fin de l'expérience, un plus grand nombre d'individus.

J'ai fait avec cette espèce d'algue dix-neuf expériences pendant l'hiver 1907 et deux expériences en décembre 1908. Voici les résultats de quelques-unes de mes observations :

Expérience N° 1 (12 Janvier 1907) (1).

Température de la chambre de travail + 15°; diamètre intérieur du tube capillaire 370 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$3^{h}16'$	+ 9°,0.	
$3^{h}21'$	+ 0°,5.	
$3^{h}26'$	— 1°,8.	
$3^{h}31'$	— 3°,0.	
$3^{h}36'$	— 3°,9.	
$3^{h}41'$	— 4°,5.	Mouvements des zoospores énergiques ; jusqu'à ce moment on ne peut constater qu'une diminution très faible dans l'intensité des mouvements.
$3^{h}46'$	— 5°,0.	
$3^{h}51'$	— 5°,5.	
$3^{h}55'$	— 5°,7.	
$4^{h}05'$	— 6°,2.	Mouvements encore assez actifs, mais beaucoup plus faibles qu'au commencement de l'expérience ; un grand nombre de zoospores ne se déplacent plus, mais se balancent seulement sur place (2).
$4^{h}10'$	— 6°,4.	
$4^{h}15'$	— 6°,5.	Mouvements encore plus faibles qu'auparavant.
$4^{h}20'$	— 6°,6.	Le nombre des zoospores, qui nagent librement dans l'eau, diminue progressivement ; quelques-unes ont perdu totalement leur mobilité.
$4^{h}30'$	— 6°,7.	Je transporte l'appareil dans le couloir du laboratoire, où la température est à peu près — 3°,5 ; peu après, la température à l'intérieur de la boîte réfrigérante commence à baisser plus rapidement.
$4^{h}40'$	— 7°,1.	Les zoospores ne se déplacent plus, mais elles présentent seulement des mouvements de balancement sur place ; beaucoup en sont immobiles.
$4^{h}50'$	— 8°,0.	
$5^{h}00'$	— 8°,6.	
$5^{h}05'$	— 9°,0.	Il ne reste que très peu de zoospores mobiles, qui se balancent faiblement sur place.
$5^{h}18'$	— 9°,5.	A peu près comme précédemment.
$5^{h}23'$	— 9°,4.	
$5^{h}28'$	— 9°,1.	
$5^{h}35'$	— 8°,7.	On observe encore quelques zoospores, qui tremblent légèrement sur place.
$5^{h}43'$	— 8°,1.	
$5^{h}53'$	— 7°,5.	On constate encore des mouvements très faibles ; j'enlève le couvercle de la boîte, ce qui fait que le thermomètre commence à monter un peu plus rapidement.
$6^{h}00'$	— 5°,1.	

(1) Dans les cas non spécifiés l'expérience a été faite à l'aide de l'appareil réfrigérant de Molisch, avec mélange de neige et d'alcool.

(2) Lorsque la température diminue, les zoospores s'arrêtent en s'attachant par leurs flagellums aux parois du tube capillaire et exécutent, sur place, des mouvements de balancement plus ou moins réguliers à droite et à gauche ; en les observant dans cet état, on a l'impression comme si elles étaient collées par leurs flagellums au support et qu'elles s'agitaient en s'efforçant de s'en détacher.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
6h06′	— 4°,5.	Des mouvements extrêmement faibles chez quelques zoospores.
		Je retire la préparation de la boîte réfrigérante, je la chauffe avec les doigts et je constate que la plupart des zoospores ont recommencé leurs mouvements avec assez d'agilité. A huit heures elles présentent des mouvements splendides.

Expérience N° 2 (13 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail + 17°; deux tubes capillaires, ayant 391 μ comme diamètre intérieur.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
12h15	+ 16°.	
12h25′	— 2°,3.	
12h35′	— 4°,9.	A peu près toutes les zoospores nagent assez bien.
12h45′	— 6°,1.	Mouvements un peu plus faibles que précédemment; le nombre des zoospores qui se déplacent diminue.
12h55′	— 6°,7.	A peu près comme dans le cas précédent.
1h05′	— 7°,6.	A ce moment presque toutes les zoospores ne présentent que des mouvements de balancement sur place.
1h15′	— 8°,7.	Mouvements à peu près comme dans le cas précédent.
1h25′	— 9°,7.	Mouvements plus faibles que précédemment. Dans l'un des tubes capillaires, l'eau s'est prise en glace.
1h35′	— 10°,4.	Parmi les nombreuses zoospores, qui se trouvent dans le champ du microscope, il n'y en a que deux ou trois très faiblement mobiles.
1h45′	— 11°,0.	Dans le champ du microscope deux zoospores présentent des mouvements extrêmement faibles.

A 1h45′, je retire la préparation de la boîte réfrigérante et je la laisse à la température ordinaire de la chambre (+ 17°). A 2h15′, la grande majorité des zoospores du tube capillaire, dont l'eau est restée liquide jusqu'à la fin de l'expérience, ont récupéré leur agilité première ; les zoospores qui se trouvent dans le tube capillaire, dont l'eau a congelé, sont toutes mortes et complètement désorganisées.

Expérience N° 3 (14 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail + 17°; deux tubes capillaires, l'un ayant 289 μ pour diamètre, l'autre 359 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
11h15′	+ 14°,0.	
11h25′	— 10°,0.	Mouvements des zoospores beaucoup plus faibles qu'au commencement de l'expérience.
11h35′	— 11°,7.	Beaucoup en ont perdu totalement leur mobilité ; les autres se balancent faiblement sur place.
11h45′	— 12°,3.	Il ne reste que très peu de zoospores mobiles ; les mouvements sont très faibles, mais nettement visibles.
11h55′	— 12°,0.	Comme dans le cas précédent, mais je ne vois que deux zoospores mobiles.
12h00′	— 12°,0.	On ne voit qu'une seule zoospore mobile ; les mouvements sont extrêmement faibles.
12h10′	— 12°,0.	L'eau du tube capillaire de 289 μ s'est solidifiée ; dans l'autre capillaire l'eau s'était prise en glace quelques minutes auparavant.

Expérience N° 4 (14 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail — 2°; trois tubes capillaires, de 272 μ, 323μ et 343μ en diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$12^h15'$	+ 4°,0.	
$12^h20'$	— 4°,7.	
$12^h25'$	— 7°,8.	Mouvements des zoospores assez énergiques.
$12^h30'$	— 10°,1.	Chose étrange, les mouvements des zoospores paraissent être tout aussi actifs que précédemment.
$12^h35'$	— 11°,0.	A ce moment on constate d'une manière très appréciable, que les mouvements sont beaucoup plus faibles.
$12^h40'$	— 11°,5.	
$12^h45'$	— 12°,0.	Les mouvements de déplacement ont tout à fait cessé ; les zoospores se balancent assez bien sur place.
$12^h50'$	— 12°,4.	On observe encore des mouvements de balancement très faibles chez quelques zoospores; peu après, l'eau du tube capillaire de 343 μ se congèle.
$12^h55'$	— 12°,7.	L'eau du tube capillaire de 323μ se solidifie également; dans le tube capillaire restant on ne peut plus constater aucun mouvement.

Expérience N° 5 (9 Décembre 1908).

Température de la chambre de travail + 5°.

Les mouvements des zoospores ont continué, en s'affaiblissant progressivement pendant une heure entre — 4°,1 et — 12°.

Expérience N° 6 (9 Décembre 1908).

Les mouvements ont continué pendant $1^h13'$ entre — 3°,9 et — 12°,6.

Expérience N° 7 (18 Janvier 1907).

Température du couloir, où je fais mes observations, — 2°,5 ; deux tubes capillaires ayant 425 μ et 374 μ pour diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$3^h20'$	+ 7°,0.	
$3^h25'$	— 0°,4.	
$3^h30'$	— 3°,9.	
$3^h35'$	— 6°,2.	Mouvements plus faibles qu'au commencement de l'expérience.
$3^h40'$	— 8°,1.	Mouvements un peu plus faibles que précédemment.
$3^h45'$	— 9°,8.	Il ne reste que quelques zoospores, présentant des mouvements de déplacement; mais beaucoup d'entre elles se balancent, avec assez de force, sur place.
$3^h50'$	— 10°,7.	Il n'y a que des mouvements de balancement sur place.
$3^h55'$	— 11°,0.	Mouvements de balancement sur place encore assez nets.
$4^h00'$	— 11°,9.	L'eau du tube capillaire de 425 μ s'est prise en glace; dans l'autre capillaire on observe encore quelques zoospores mobiles.
$4^h04'$	— 12°,2.	Je vois dans le champ du microscope deux zoospores, qui présentent des mouvements très faibles.
$4^h06'$	— 12°,5.	Maintenant je vois deux zoospores mobiles.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
4^{h}11′	— 12°,6.	Mouvements très faibles, mais bien visibles, chez deux zoospores.
4^{h}15′	— 12°,7.	Je vois encore une zoospore présentant des mouvements extrêmement faibles.

On retire la préparation de la boîte réfrigérante et on la porte dans une chambre chauffée (+ 17°); au bout de *deux* minutes, on constate que la plupart des zoospores ont repris leurs mouvements normaux.

Expérience N° 8 (19 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail + 17°; deux tubes capillaires ayant 374 μ et 392 μ pour diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
10^{h}18′	+ 1°,2.	
10^{h}38′	— 1°,0.	
10^{h}48′	— 2°,5.	
10^{h}58′	— 3°,8.	
11^{h}08′	— 4°,0.	Mouvements un peu moins intenses qu'au commencement de l'expérience.
11^{h}18′	— 4°,3.	Mouvements des grosses zoospores plus faibles que précédemment, tandis que les petites zoospores paraissent nager avec la même activité comme auparavant. Toutes les zoospores se déplacent.
11^{h}28	— 4°,5.	
11^{h}38′	— 4°,6.	A peu près comme dans le cas précédent.
11^{h}48′	— 4°,6.	
11^{h}58′	— 4°,6.	La grande majorité des zoospores présentent encore des mouvements de déplacement; quelques-unes se balancent seulement sur place.
12^{h}08′	— 4°,6.	Comme précédemment.
.....	....	Pendant cet espace de temps, je ne fais aucune observation.
1^{h}24′	— 4°,2.	A peu près toutes les zoospores présentent encore des mouvements plus ou moins faibles.
1^{h}34′	— 4°,1.	Comme précédemment.
1^{h}44′	— 4°,0.	Beaucoup de zoospores commencent à passer à l'état immobile; chez les autres les mouvements continuent, mais s'affaiblissent petit à petit.
1^{h}54′	— 3°,9.	Comme auparavant.
2^{h}04′	— 3°,8.	
2^{h}14′	— 3°,7.	
2^{h}37′	— 3°,6.	
2^{h}49′	— 3°,5.	
3^{h}07′	— 3°,4.	
3^{h}30′	— 3°,3.	
3^{h}55′	— 3°,2.	Le nombre des zoospores devenues immobiles augmente
4^{h}10′	— 3°,1.	progressivement; les mouvements des autres zoospores
4^{h}30′	— 3°,0.	s'affaiblissent petit à petit.
4^{h}53′	— 2°,9.	
5^{h}07′	— 2°,8.	
5^{h}36′	— 2°,5.	
5^{h}47′	— 2°,4.	
....	....	Pendant cet intervalle de temps, je ne fais aucune observation.
7^{h}45′	— 1°,5.	Il reste encore quelques zoospores faiblement mobiles.

Je retire la préparation de la boîte réfrigérante et je la transporte sur la platine d'un microscope, qui a été exposé à la température de la chambre de travail ; je constate alors, que quelques zoospores recommencent à s'agiter sur place ; mais il y en a beaucoup qui présentent des indices de désorganisation : le protoplasma a pris un aspect grossièrement granuleux et dans l'intérieur de beaucoup de zoospores on voit une ou deux vacuoles ; plus tard le nombre des zoospores mobiles augmente de plus en plus.

Résumé. — Par conséquent, quand on expose les zoospores de l'*Hæmatococcus pluvialis* à une température de plus en plus basse, dans l'eau restée liquide sous zéro (en surfusion), on constate que quelques-unes ne cessent, parfois, leurs mouvements que vers — 12°,7. En ce qui concerne la durée des mouvements, elle a été :

40 minutes entre — 4°,7 et — 12°,4 ; 45 minutes entre — 11° et — 12° ; 50 minutes entre — 0°,4 et — 12°,7 ; 1 heure entre — 4°,1 et — 12° ; 1 heure 10 minutes entre — 2°,3 et — 11° ; 1 heure 13 minutes entre — 3°,9 et — 12°,6 ; 2 heures 40 minutes à une température qui a varié entre — 1°,8, — 9°,5 et — 4°,5 ; enfin la durée des mouvements a été de 7 heures, lorsque la température a varié entre — 1°, — 4°,6 et — 1°,5.

D'après ces résultats on voit qu'en général la durée des mouments est d'autant plus longue, que la température est moins basse ; lorsque l'exposition dans l'eau refroidie n'est pas de longue durée et que la température n'est pas trop basse, la plupart des zoospores reprennent, au bout de quelques instants, leurs mouvements normaux, si on les transporte à une température suffisamment élevée au-dessus du zéro (expérience n° et 1 et n° 2) ; les zoospores recommencent également leurs mouvements, lorsque, malgré la température trop basse, la durée de l'exposition n'a pas été trop longue (expérience n° 7) ; enfin lorsque la température, à laquelle sont soumises les zoospores, est trop basse et que la durée a été trop longue, ou bien lorsqu'on les expose pendant trop longtemps à une température de quelques degrés sous zéro, la plupart des zoospores commencent à se désorganiser et périssent.

2. Chlamydomonas Pertyi.

Les zoospores de cette algue s'étaient développées dans l'eau, que j'avais apportée, en février, des mares de la Colintina près de Baneasa (environs de Bucarest) ; elles étaient associées à quelques zoospores appartenant au *Chlamydomonas longistigma*. Voici les résultats de quelques-unes de mes expériences.

Expérience N° 9 (19 Février 1907).

Température de la chambre de travail + 18° ; sept tubes capillaires, ayant les diamètres suivants : 238 μ, 187 μ, 221 μ, 238 μ, 170 μ, 255 μ, 221 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$10^h17'$	+ 8°,0.	
$10^h22'$	— 2°,9.	
$10^h27'$	— 4°,3.	Mouvements des zoospores assez énergiques.
$10^h32'$	— 6°,4.	A peu près comme précédemment.
$10^h37'$	— 7°,7.	Mouvements plus faibles qu'auparavant.
$10^h43'$	— 9°,0.	A peu près comme dans le cas précédent.
$10^h47'$	— 9°,4.	Mouvements sensiblement plus faibles.
$10^h52'$	— 9°,8.	L'eau du capillaire n° 4 solidifiée ; dans les autres tubes les mouvements continuent, mais le nombre des zoospores immobiles augmente ; peu après l'eau du tube n° 7 se prend également en glace.
$10^h57'$	— 10°,1.	La grande majorité des zoospores immobiles; parmi les autres, les unes présentent des mouvements de balancement sur la place, d'autres nagent encore.
$11^h02'$	— 10°,3.	A peu près comme précédemment.
$11^h07'$	— 10°,5.	Je ne constate aucun changement appréciable dans l'intensité des mouvements.
$11^h17'$	— 10°,5.	Le nombre des zoospores qui nagent librement a beaucoup diminué.
$11^h32'$	— 10°,5.	Il ne reste à ce moment que peu de zoospores, exécutant des balancements assez vifs.
.....	.....	Pendant cet intervalle de temps, je ne fais aucune observation.
$12^h25'$	— 9°,5.	Le nombre des zoospores mobiles est très petit à ce moment.
$12^h50'$	— 8°,9.	Dans le champ du microscope, on voit encore 4 à 5 zoospores, qui se balancent, mais je remarque aussi 2 zoospores qui se déplacent faiblement.
$1^h20'$	— 8°,2.	Comme dans le cas précédent ; je vois encore une zoospore qui nage en s'avançant très lentement.

Je retire la préparation de l'appareil réfrigérant ; au bout de cinq minutes beaucoup de zoospores recommencent leurs mouvements normaux ; le lendemain matin les mouvements sont très actifs.

Expérience N° 10 (22 Mars 1907).

Température de la chambre de travail + 10°.

Cette expérience a été prolongée pendant 3 heures, de $3^h30'$ à $6^h30'$ de l'après-midi ; l'abaissement de la température a eu la marche suivante :

Heures : $3^h30'$, $3^h40'$, $3^h,50'$, $4^h20'$, $4^h40'$, $5^h10'$, $5^h45'$, $6^h30'$.
Températures : — 2°,5, — 5°, — 6°,5, — 9°,5, — 9°, — 9°, — 9°, — 8°,5.

A $6^h30'$, je remarque encore quelques zoospores mobiles ; j'ai laissé la préparation dans l'appareil réfrigérant jusqu'à $9^h25'$, quand le thermomètre marquait, à l'intérieur de la boîte, — 6°,5 ; à ce moment toutes les zoospores sont privées de mouvement. En retirant alors la préparation de la boîte réfrigérante, on observe que quelques zoospores recommencent à s'agiter sur place ; le lendemain matin on voit beaucoup de zoospores qui ont récupéré leur mobilité.

Expérience N° 11 (19 Février 1907).

Température de la chambre de travail + 2°.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$3^h25'$	+ 8°.	
$3^h40'$	— 6°,8.	
$3^h55'$	— 9°.	Beaucoup de zoospores ont perdu leur mobilité ; les autres sont assez bien mobiles.
$4^h10'$	— 11°.	Parmi les zoospores, les unes nagent, les autres se balancent assez bien sur place.
$4^h25'$	— 11°,8.	A peu près comme précédemment ; quelques petites zoospores se déplacent encore, mais très lentement.
$4^h35'$	— 12°.	Dans le champ, une seule zoospore, qui se balance assez bien et à 2 à 3 petites zoospores qui nagent, en s'avançant très lentement.
$4^h40'$	— 12°,2.	Comme précédemment.
$4^h50'$	— 12°.	A ce moment l'eau du dernier tube capillaire se congèle.

Expérience N° 12 (20 Février 1907).

Température de la chambre de travail + 2° ; trois tubes capillaires ayant 246 μ, 263 μ, et 246 μ pour diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
$12^h27'$	— 1°,4.	
$12^h37'$	— 4°.	
$12^h47'$	— 5°,2.	
$12^h57'$	— 5°,8.	Les mouvements continuent tout en s'affaiblissant petit à petit et le nombre des zoospores diminue au fur et à mesure que la température baisse.
$1^h07'$	— 6°,7.	
$1^h17'$	— 7°,8.	
$1^h27'$	— 8°,8.	
$1^h37'$	— 9°,7.	
$1^h47'$	— 10°,2.	
$1^h57'$	— 10°,7.	La plupart des zoospores restées mobiles sont petites ; des grosses zoospores il ne reste que quelques individus présentant encore de faibles mouvements.
$2^h05'$	— 10°,6.	Comme précédemment.
$2^h19'$	— 10°,5.	Quelques petites zoospores sont encore mobiles.
$3^h00'$	— 10°.	A peu près comme dans le cas qui précède.
.....	.....	Pendant cet espace de temps, je ne fais aucune observation.
$8^h00'$	— 9°.	Toutes les zoospores ont perdu leur mobilité.

A huit heures, la préparation est retirée de la boîte réfrigérante et est exposée à la température du laboratoire (+ 18°). Au bout de vingt minutes, on observe que dans le tube, dont l'eau ne s'était pas congelée, quelques

petites zoospores ont récupéré leurs mouvements. Le lendemain matin, je vois aussi de grosses zoospores mobiles.

Resume. — Certaines zoospores de *Chlamydomonas Pertyi* peuvent donc continuer à présenter des mouvements jusqu'à la température de — 12°,2. Dans mes expériences, la durée des mouvements a été :

1 heure entre — 6°,8 et — 12°,2 ; 1 heure 33 minutes à une température qui a varié entre — 1°,4, — 10°,7 et — 9° ; 3 heures entre — 2°,9, — 10°,5 et — 8°,2 ; enfin 3 heures 30 minutes entre — 2°,5, — 9° et — 8°,5.

3. **Chlamydomonas** sp.

J'ai fait cinq expériences avec une espèce non déterminée de Chlamydomonas, qui s'était développée dans une eau, apportée en Février 1907, des mares de la Colintina, près de Baneasa. Je donne, dans ce qui suit, les résultats de quatre observations.

Expérience No 13 (8 Février 1907).

Les zoospores ont conservé leur mobilité pendant 28 minutes, entre — 7°,5 et — 11°,5.

Expérience No 14 (8 Février 1907).

Les mouvements des zoospores ont continué pendant 48 minutes, lorsque la température a varié entre — 3°,2 et — 11°,2.

Expérience No 15 (9 Février 1907).

Les zoospores sont restées mobiles pendant 3 heures 10 minutes, lorsque la température a varié entre — 3°,2 — 10°,1 et — 8°,9.

4. **Chloromonas reticulata.**

Avec les zoospores de cette Chlamydomonadinée, j'ai effectué neuf expériences ; l'algue s'était développée en abondance dans l'eau provenant d'un fossé de Bucarest-Grozavesti. La plupart des expériences ont été faites avec l'eau douce naturelle. Pour faciliter le maintient de l'état de surfusion jusqu'à une température plus basse, j'ai fait aussi quelques expériences avec cette même eau,

mais dans laquelle j'avais dissous à peu près 1 p. 100 de sulfate de magnésie.

Expérience N° *16* (28 Novembre 1908).

Appareil réfrigérant à acide carbonique liquide ; température de la chambre de travail + 14°.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
9h20'	+ 8°,5.	
9h25'	— 1°,5.	
9h30'	— 6°.	Mouvements des zoospores assez énergiques.
9h37'	— 8°,5.	Un petit nombre de zoospores mobiles, qui exécutent des mouvements de déplacement assez actifs.
9h40'	— 9°.	A peu près comme précédemment.
9h43'	— 12°.	L'eau s'est solidifiée dans tous les tubes capillaires.

Expérience N° *17* (28 Novembre 1908).

Appareil réfrigérant à acide carbonique liquide ; température de la chambre de travail + 14° ; cinq tubes capillaires, ayant 192 μ, 128 μ, 160 μ, 144 μ pour diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
1h25'	+ 3°,8.	
1h30'	+ 2°,1.	
1h35'	+ 1°,5.	
1h40'	+ 0°,7.	
1h50'	— 0°,4.	
1h55'	— 2°.	Jusqu'à présent les mouvements de toutes les zoospores sont très actifs.
2h00'	— 3°.	Comme précédemment.
2h05'	— 3°,7.	
2h10'	— 4°,1.	A peu près comme précédemment.
2h15'	— 4°,8.	Presque toutes les zoospores mobiles, mais on peut constater maintenant très bien, que l'énergie des mouvements est plus faible qu'au commencement.
2h20'	— 5°,3.	Comme dans le cas précédent.
2h25'	— 5°,8.	A peu près comme précédemment.
2h30'	— 6°.	Les zoospores présentent une paresse bien accentuée dans leurs mouvements.
2h35'	— 6°,3.	L'eau du tube capillaire n° 2 s'est prise en glace ; dans les autres tubes les mouvements continuent.
2h40'	— 6°,5.	
2h45'	— 6°,8.	L'eau des tubes capillaires nos 1 et 3 congelée ; dans les autres l'intensité des mouvements à peu près comme dans le cas précédent.
2h50'	— 6°,8.	L'eau du tube capillaire n° 4 congelée également ; dans le seul capillaire restant les mouvements continuent.
3h00'	— [illegible]	Les mouvements de beaucoup de zoospores continuent, mais ils deviennent de plus en plus faibles.
3h15'	— 6°,5.	
3h20'	— 7°.	
3h45'	— 6°,5.	
....	....	Pendant cet intervalle de temps la température est restée à peu près constante.
4h30'	— 7°.	Il reste encore assez de zoospores mobiles.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
4h35′	— 7°,8.	A peu près comme précédemment.
4h40′	— 8°.	Mouvements de plus en plus faibles.
4h50′	— 8°,5.	Il reste encore quelques zoospores mobiles.
4h55′	— 9°.	
5h00′	— 9°,1.	L'eau du dernier tube capillaire s'est prise en glace.

Expérience N° 18 (29 Novembre 1908).

Cette expérience a été faite dans les mêmes conditions que la précédente; les mouvements ont continué pendant 2 heures 40 minutes entre — 0°,8 et — 7°,7.

Expérience N° 19 (5 Décembre 1908).

Température de la chambre de travail + 4°; eau contenant 1 p. 100 de sulfate de magnésie. Cette expérience, pendant laquelle la température, à l'intérieur de la boîte réfrigérante, n'a pas été trop basse, est particulièrement intéressante, par sa longue durée.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
1h30′	+ 2°,1.	
1h40′	— 1°,9.	
1h50′	— 4°,8.	Toutes les zoospores sont très bien mobiles.
2h00′	— 6°,1.	L'énergie des mouvements n'a presque pas diminué.
2h10′	— 6°,9.	
2h20′	— 7°,4.	
2h30′	— 7°,6.	Mouvements de moins en moins énergiques et le nombre des zoospores mobiles diminue peu à peu.
2h40′	— 7°,8.	
3h10′	— 7°,8.	
3h30′	— 7°,5.	
4h00′	— 7°,2.	
4h30′	— 7°.	Il ne reste que peu de zoospores mobiles, mais leurs mouvements sont encore assez vifs.
4h45′	— 6°,8.	
5h00′	— 6°,5.	
6h00′	— 6°,4.	Mouvements très faibles.
....	....	Pendant cet espace de temps je n'ai fait aucune observation.
10h00′	— 5°,8.	Il reste encore quelques zoospores très faiblement mobiles et 2 à 3 zoospores un peu plus mobiles.
11h15′	— 5°,5.	A peu près comme précédemment.
.....	.....	La préparation reste dans l'appareil réfrigérant jusqu'au lendemain matin ; pendant cet intervalle je n'ai fait aucune observation.
9h00′	— 4°.	Dans tous les capillaires, je ne trouve que 7 à 8 zoospores *assez bien* mobiles.

A cette heure on retire la préparation de la boîte réfrigérante et on la porte dans une chambre chauffée ; on constate alors que le nombre des zoospores mobiles augmente considérablement.

Résume. — Les zoospores du *Chloromonas reticulata* sont donc restées mobiles : pendant 15 minutes entre — 1°,5 et — 9°, avec abaissement rapide de la température (expérience

n° 16) ; pendant 3 heures 10 minutes entre — 0°,4 et — 9°, avec abaissement lent de la température (expérience n° 17) ; pendant 2 heures 40 minutes entre — 0°,8 et — 7°,7 ; enfin une fois les mouvements ont continué pendant 20 heures entre — 1°,9, — 7°,8 et — 4°, dont 6 heures à une température qui a varié entre — 6°, — 7°,8 et — 6°,3 (expérience n° 19).

5. Gonium pectorale.

Dans les expériences faites avec d'autres algues, j'ai pu suivre également les mouvements de quelques individus de *Gonium pectorale*. Dans l'une de ces expériences (2 mars 1907), j'ai vu deux colonies mobiles pendant 20 minutes à une température qui a varié entre 0°, — 2°,5 et — 5° ; étant occupé de l'observation d'autres algues et vu le nombre restreint d'individus, il m'était impossible de poursuivre les colonies de Gonium pendant plus longtemps ; mais la préparation, qui les contenait, est restée exposée pendant 6 heures entre 0°, — 9°,5 et — 6°,5 ; en retirant la préparation de la boîte réfrigérante, j'ai vu une colonie très bien mobile ; par conséquent les mouvements de cette algue continuent au moins jusqu'à — 5° et une température de — 9°,5 ne la tue pas, pourvu que l'eau reste liquide.

6. Polytoma uvella.

J'ai eu à ma disposition une très grande quantité de zoospores de ce Flagellé, qui s'était développé en abondance dans l'eau apportée, en hiver, des fossés de Bucarest-Grozavesti.

J'ai fait sur les Polytomes quatre expériences ; il m'a semblé qu'elles sont moins résistantes aux basses températures, que les espèces étudiées précédemment.

Expérience N° 20 (15 Décembre 1908).

Température de la chambre de travail + 11° ; six tubes capillaires ayant 96 μ, 128 μ, 96 μ, 112 μ, 114 μ et 90 μ pour diamètre.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
8h35'	+ 4°,5.	
8h40'	+ 1°,5.	
8h45'	— 1°,5.	

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
8h50′	— 4°,4.	Toutes les zoospores présentent des mouvements très énergiques.
8h55′	— 6°,4.	Mouvements un peu plus faibles que dans le cas précédent.
9h00′	— 7°,8.	Presque toutes les zoospores gardent encore leur mobilité.
9h05′	— 8°,8.	A ce moment l'eau des capillaires nos 2, 3, 4 et 5 s'est solidifiée; dans les autres, les zoospores présentent des mouvements beaucoup plus faibles qu'au commencement de l'expérience.
9h10′	— 9°,3.	Il n'y a que peu de zoospores qui nagent; la plupart se balancent sur place, mais assez énergiquement.
9h15′	— 9°,8.	L'eau du tube capillaire n° 6 s'est prise en glace; dans le tube restant des mouvements de balancement seulement; le nombre des zoospores mobiles a beaucoup diminué.
9h20′	— 10°.	Quelques zoospores se balancent encore très faiblement sur place.
9h25′	— 10°,3.	Mouvements encore plus lents.
9h30′	— 11°.	L'eau du dernier tube capillaire s'est congelée.

Comme l'eau s'est prise en glace avant l'arrêt complet des mouvements, il est bien probable que les zoospores auraient pu conserver leur mobilité à une température encore plus basse que — 10°,3.

Expérience N° 21 (16 Décembre 1908).

Température de la chambre de travail + 11°.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
1h30′	+ 6°.	
1h35′	+ 2°,2.	
1h40′	— 1°.	
1h45′	— 4°,1.	Mouvements énergiques de toutes les zoospores.
1h50′	— 6°,9.	A peu près comme précédemment.
1h55′	— 9°.	Le ralentissement des mouvements est très appréciable.
1h58′	— 9°,7.	Mouvements encore plus faibles que précédemment.
2h00′	— 10°,4.	Il n'y a que des mouvements de balancement sur place.
2h04′	— 11°.	Comme précédemment, mais le nombre des zoospores mobiles a beaucoup diminué.
2h06′	— 11°,5.	Le nombre des zoospores qui ont perdu leur mobilité augmente toujours.
2h10′	— 11°,7.	Mouvements extrêmement faibles, mais on peut les constater nettement.
2h11′	— 11°,9.	Comme précédemment.
2h13′	— 12°,1.	Toutes les zoospores ont perdu leur mobilité.
....	.....	
3h00′	— 13°,1.	Je retire la préparation de la boîte réfrigérante.

A 3 heures 55 minutes, je puis voir, dans les capillaires, dont l'eau ne s'était pas prise en glace, 4 à 5 zoospores bien mobiles; plus tard leur nombre augmente, mais il y en a beaucoup qui sont mortes.

Résumé. — Les zoospores du *Polytoma uvella* n'arrêtent complètement leurs mouvements que vers la température de — 11°,9 ; dans les expériences rapportées précédemment, la durée des mouvements a été de 40 minutes entre — 1°,5 et —10°,5 et de 31 minutes entre — 1° et — 11°,9.

7. **Gymnodinium** sp.

Les observations sur une espèce non déterminée de *Gymnodinium* ont été faites en même temps que sur le *Chloromonas reticulata*, auquel elle était associée. Voici, à titre d'exemple, le résultat d'une expérience.

Les zoospores ont continué leurs mouvements pendant 8 heures 20 minutes, à une température qui a varié entre — 1°,9, — 7°,8 et — 5°,8 (voir l'expérience n° 19) ; la préparation est restée dans la boîte réfrigérente pendant 20 heures, exposée à une température qui a varié entre — 1°,9, — 7°,8 et — 4°, sans que l'eau se congèle ; en retirant, au bout de ce temps, les capillaires de l'appareil et en les exposant à la température du laboratoire (+ 18°), j'ai pu constater que de nombreuses zoospores de *Gymnodinium* ont récupéré leurs mouvements normaux.

8. **Peridinium tabulatum.**

Sur le *Peridinium tabulatum* de même je n'ai fait que quelques observations incidemment, surtout dans mes expériences sur les Infusoires. Dans une expérience j'ai suivi les mouvements des zoospores pendant 10 minutes entre — 1°,7 et — 7°,6 (3 janvier 1907) ; dans une autre les mouvements ont continué pendant 10 minutes entre — 3°,3 et — 8°,8 (26 janvier 1907).

9. **Cryptomonas erosa.**

Les zoospores du *Cryptomonas erosa* (associées à quelques individus appartenant au *C. ovata*) ont été apportées, pendant l'hiver, de la pièce d'eau du jardin botanique de Cotroceni. Des huit expériences, que j'ai faites sur cette espèce, je choisis les résultats des deux suivantes.

Expérience Nº 22 (21 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail + 17° ; diamètre du tube capillaire, 270 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
10h00′	+ 10°.	
10h05′	— 1°,1.	
10h10′	— 5°,5.	Mouvements très énergiques.
10h15′	— 7°,5.	A peu près comme précédemment.
10h20′	— 8°,5.	Les mouvements se sont ralentis d'une manière très appréciable.
10h25′	— 9°.	
10h30′	— 9°,6.	
10h35′	— 9°,8.	Certains zoospores nagent encore assez activement, mais beaucoup d'entre elles ne s'agitent que sur place (mouvement de balancement).
10h40′	— 10°.	Le nombre des zoospores qui se déplacent diminue sans cesse, mais les zoospores qui nagent, s'avancent encore assez bien.
10h50′	— 10°.	
11h00′	— 10°.	
10h05′	— 10°,1.	
11h15′	— 10°,1.	
11h25′	— 10°.	
11h35′	— 9°,8.	Mouvements très faibles; beaucoup de zoospores ont totalement perdu leur mobilité.
.....	.....	Pendant cet espace de temps, je n'ai fait aucune observation.
1h10′	— 8°,2.	A ce moment, je ne vois qu'une seule zoospore très faiblement mobile.
1h18′	— 8°.	Je trouve maintenant une seconde zoospore, présentant des mouvements de balancement beaucoup plus accentués, que la zoospore précédente.
1h35′	— 7°,3.	Comme précédemment.
1h45′	— 7°.	

Je retire la préparation de la boîte réfrigérante et je la laisse, pendant quelques instants, à la température de la chambre; au bout de trois quarts d'heure, je vois de nombreuses zoospores nager admirablement bien.

Expérience N° 23 (23 Janvier 1907).

Température de la chambre de travail + 17°; quatre tubes capillaires ayant 153 μ, 255 μ, 255 μ et 255 μ pour diamètre intérieur.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
1h36′	+ 8°.	
1h41′	— 3°,5.	
1h46′	— 7°,2.	Mouvements des zoospores assez vifs encore.
1h51′	— 8°,6.	Mouvements un peu plus faibles que précédemment.
1h56′	— 9°,7.	A peu près comme précédemment.
2h01′	— 10°,3.	Beaucoup de zoospores nagent encore assez bien, d'autres se balancent seulement sur place.
2h06′	— 10°,7.	Comme dans le cas précédent.
2h11′	— 10°,9.	Le nombre des zoospores mobiles et l'intensité des mouvements diminuent peu à peu.
2h21′	— 11°.	
2h26′	— 11°.	
2h46′	— 11°.	
3h00′	— 11°.	A ce moment je ne vois qu'une seule zoospore mobile, s'agitant sur place.
3h15′	— 10°,7.	Aucun mouvement.

Je laisse la préparation dans l'appareil réfrigérant jusqu'à 6 heures 15 minutes de l'après-midi, lorsque le thermomètre marque — 5°,7. Retirant alors les

capillaires de la boîte et les examinant, je constate que toutes les zoospores sont mortes et la plupart désorganisées.

Résumé. — Les mouvements ont donc continué pendant 3 heures 40 à une température, qui a varié entre — 1°, — 10°,1 et — 7°, et pendant 1 heure 19 minutes entre — 3°,5 et — 11°, 1.

10. Eutreptia viridis.

J'ai observé quelques formes mobiles d'*Eutreptia* dans plusieurs de mes préparations, associées à d'autres organismes.

Dans une de mes expériences j'ai poursuivi les mouvements de ce Flagellé pendant 20 minutes entre — 2°,9 et — 11° (19 Février 1907) ; comme la préparation ne contenait qu'un nombre restreint d'individus, je n'ai pas pu les poursuivre pendant plus longtemps ; mais j'ai constaté que les zoospores d'*Eutreptia viridis* résistent assez longtemps aux basses températures, sans périr. C'est ainsi que dans une expérience (23 Janvier 1907), que j'ai faite sur les Infusoires et les Cryptomonades, les tubes capillaires ont été exposés pendant 4 heures à une température qui a varié entre — 3°,5, — 11°,1 et — 5°,7 ; durant cet espace de temps, je n'ai pu voir aucun individu d'*Eutreptia*, mais à la fin de l'expérience, j'ai constaté qu'une zoospore, qui avait perdu ses flagellums, présentait des mouvements de métabolie assez accentués, tandis que les Cryptomonades, les Paramécies et les Peridiniums n'avaient plus récupéré leur mobilité.

11. Euglena viridis.

J'ai fait encore incidemment quelques observations sur ce Flagellé ; voici les résultats de quelques expériences.

Expérience du 18 Février 1907. — Les mouvements ont continué pendant 45 minutes entre — 4°,8 et — 11°,8 ; à la température de — 11°,8 les corps des cellules ne présentaient plus que des mouvements de métabolie.

Expérience du 19 Février 1907. — Les zoospores sont restées mobiles pendant 20 minutes entre — 3° et — 10°,8.

Expérience du 20 Février 1907. — J'ai suivi les mouvements pendant 30 minutes entre — 1°,4 et — 10°,9.

Expérience du 21 Février 1907. — Les mouvements ont continué durant 25 minutes entre — 1° et — 9°,6.

Dans l'eau refroidie, mais restée en surfusion, les états mobiles d'*Euglena* peuvent résister un temps assez long, sans périr ; c'est ainsi que dans une expérience (20 Février 1907), ils ont été soumis, pendant 8 heures, à une température qui a varié entre — 1°,4, — 10°,7 et — 9° ; au bout de ce temps, à la température ordinaire du laboratoire (+ 18°), les zoospores ont recommencé leurs mouvements normaux.

12. Euglena pisciformis.

J'ai observé les mouvements de cette espèce dans deux expériences, que j'ai faites sur le *Chloromonas reticulata.* Dans une expérience (5 décembre 1908), j'ai vu les cellules continuer leurs mouvements durant 45 minutes, entre — 1° et — 7°,7 ; une autre fois (expérience du 4 Décembre 1908), j'ai poursuivi les mouvements pendant 3 heures 20 minutes à une température qui a varié entre — 1°,9, — 7°,8 et — 6°,5.

14. Dunaliella salina et D. viridis.

Avec les organismes, qui vivent dans l'eau salée, surtout lorsqu'elle est concentrée, les expériences sont plus commodes à exécuter, vu que l'état de surfusion des solutions, aux basses température, peut être maintenu beaucoup plus aisément que celui de l'eau pure. De ces organismes, je n'ai eu l'occasion d'expérimenter que sur le *Dunaliella* ; les résultats de quelques observations ont été déjà publiés en 1905 (1) et en 1906 (2). De ces observations, j'avais tiré la conclusion que les zoospores du *Dunaliella* ne cessent totalement leurs mouvements que vers la température de 20° sous zéro. La méthode que j'avais employée alors était un peu simple et on aurait pu faire, peut-être, des réserves sur les résultats obtenus. J'ai eu alors recours à un dispositif expérimental perfectionné, permettant d'observer directement et sans interruption, au microscope, les mouvement des zoospores. A cet effet, je me suis servi d'une part de l'appareil de Molisch (avec mélange de neige et d'alcool),

(1) *C. R. de l'Acad. des Sc. de Paris*, février 1905.
(2) *Rev. gén. de Bot.*, t. XVIII, 1906.

de l'autre j'ai employé ce même appareil, mais modifié afin d'obtenir le refroidissement à l'aide de l'acide carbonique liquide. Une partie des observations ont été effectuées pendant l'hiver de 1907, sur des zoospores récoltées dans le Lacul-sarat (Braila), en Mai 1904 ; ces zoospores ont été abandonnées, pendant trois années, dans un bocal, sans changer l'eau, sans l'aérer et sans y ajouter aucune substance nutritive ; elles ne se trouvaient donc pas dans leurs aises et leur vitalité était certainement un peu affaiblie ; en effet, pendant l'hiver de 1907, je ne les ai vues se multiplier que très peu ; les mois suivants leur nombre commença même à diminuer. Les expérience faites avec ces zoospores m'ont donné des résultats, qui m'ont tout d'abord surpris ; en effet, les mouvements cessaient parfois totalement lorsque la température descendait à — 17°, d'autres fois, mais plus rarement, j'ai pu constater leur mobilité jusqu'à — 19°. Mais des recherches effectuées en Décembre 1908 sur des zoospores récoltées dans le Lacul-sarrat en Mai 1908, m'ont donné, comme on le verra par la suite, de meilleurs résultats, ce qui doit être attribué, sans doute, à une vitalité plus grande des zoospores.

Il est bien entendu qu'il faut expérimenter sur des zoospores, qui se trouvent dans une eau salée concentrée autant que possible ; sans cela il commence à se déposer, aux températures basses, trop de cristaux, ce qui gêne ou même empêche l'observation. Le meilleur moyen pour avoir des zoospores dans l'eau concentrée, c'est d'en faire la récolte pendant les mois chauds et secs de l'été, car à ces moments l'eau du lac se concentre lentement et suffisamment et a, en outre, l'avantage de contenir des myriades de zoospores.

Je rapporte plus bas les résultats de quelques expériences.

Expérience N° 24 (26 Novembre 1908).

Zoospores récoltées en Mai 1908 ; appareil réfrigérant à acide carbonique liquide ; goutte d'eau entre la lame porte-objet et la lamelle, séparées par quelques grains de sables, pour ne pas écraser les zoospores ; température de la chambre de travail + 5° au commencement, + 10° vers la fin de l'expérience.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
9h07'	+ 3°,5.	
9h27'	— 6°,5.	Mouvements des zoospores très actifs,

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
9h32′	— 8°,7.	A peu près comme précédemment
9h37′	— 9°.	
9h47′	— 10°.	
9h52′	— 11°.	Mouvements un peu plus faibles.
9h55′	— 12°,7.	L'intensité des mouvements diminue peu à peu.
10h00′	— 13°,4.	
10h05′	— 14°.	
10h09′	— 15°.	Jusqu'à ce moment les mouvements continuent assez bien; une partie des zoospores se déplacent assez rapidement, d'autres se balancent sur place.
10h11′	— 16°.	
10h17′	— 16°,5.	
10h20′	— 17°.	
10h25′	— 17°,5.	
10h36′	— 17°,7.	Mouvements encore assez accentués, mais à peu près toutes les zoospores ne sont mobiles que sur place (mouvements de balancement) et quelques-unes nagent mais très lentement.
10h42′	— 19°,5.	Balancements sur place chez beaucoup de zoospores; d'autres zoospores immobiles.
10h45′	— 20°,1.	Le nombre des zoospores mobiles a diminué considérablement, mais je vois très bien quelques zoospores changeant lentement leurs positions, en s'éloignant ou en se rapprochant peu à peu les unes des autres; pour voir ces mouvements il faut observer les zoospores pendant quelques instants, ou bien dessiner la position d'un groupe de temps en temps.
10h47′	— 20°,1.	A peu près comme précédemment.
10h50′	— 22°,5.	Je vois encore très nettement les mouvements de quelques zoospores, mais ils sont extrêmement faibles.
10h57′	— 27°.	Une partie de l'eau et des sels ont cristalisé; je ne constate aucun mouvement.
11h10′	— 25°.	Les cristaux précédemment formés ont fondu; aucun mouvement.
11h25′	— 21°.	Je vois maintenant très bien 2 zoospores de *D. viridis* (petites zoospores vertes) qui ont recommencé leurs mouvements; elles s'éloignent l'une de l'autre.
11h35′	— 19°.	A ce moment quelques zoospores de *D. salina* (grosses zoospores rougeâtres) ont récupéré leur mobilité.
11h40′	— 16°.	Mouvements un peu plus accentués, mais encore assez faibles.
.....	.....	Pendant cet intervalle je n'ai fait aucune observation.
1h15′	— 5°.	A ce moment, presque toutes les zoospores sont mobiles et nagent assez facilement. J'introduis un peu d'acide carbonique dans l'appareil, pour refroidir la boîte, dans laquelle se trouve le microscope.
1h20′	— 7°,5.	Zoospores assez bien mobiles.
1h25′	— 8°,1.	A peu près comme précédemment.
1h30′	— 9°,1	Les mouvements s'affaiblissent graduellement.
1h35′	— 10°.	
1h40′	— 10°,5.	
1h45′	— 11°.	
1h50′	— 12°,3	

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
1h55'	— 14°.	Le nombre des zoospores mobiles a diminué.
2h00'	— 15°.	
2h25'	— 17°,5.	Les zoospores restées mobiles sont peu nombreuses et les mouvements très ralentis.
2h35'	— 19°,5.	Il ne reste que très peu de zoospores mobiles.
2h45'	— 21°.	Je ne vois aucun mouvement.

On retire la préparation de la boîte réfrigérante et on l'examine à la température de la chambre de travail (+ 10°) : toutes les zoospores sont redevenues très bien mobiles.

Expérience N° 25 (25 Novembre 1908).

Appareil à acide carbonique liquide ; zoospores récoltées en Mai 1908 ; température de la chambre de travail + 10° ; goutte d'eau entre lame porte-objet et lamelle.

Les zoospores ont continué leurs mouvements pendant 40 minutes entre — 8°,5 et — 22°.

Expérience N° 26 (25 Février 1907).

Appareil réfrigérant de Molisch, mélange de neige et d'alcool ; zoospores récoltées en Mai 1904 ; expérience faite dehors, dans la cour du laboratoire, à la température de — 14°.

Mouvements pendant 2 heures 40 minutes à une température qui a varié entre — 14°, — 19° et — 18°.

Résumé. — Ainsi certaines zoospores du *Dunaliella* ne cessent parfois totalement leurs mouvements que vers la température de 22°,5 sous zéro.

Dans les expériences faites avec cette algue, les mouvements

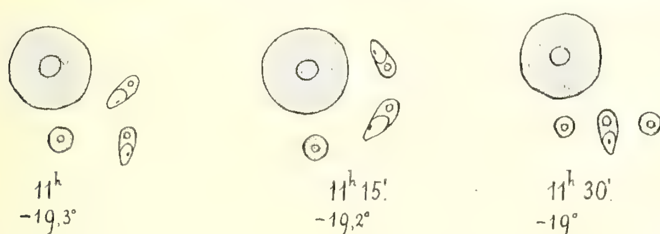


Fig. 2. — Mouvements du *Dunaliella* aux températures basses ; on n'a pas représenté les flagellums des zoospores.

aux basses températures sont tellement faibles, qu'il faut observer pendant quelques instants les zoospores avec beaucoup d'attention, pour constater les mouvements, par les changements de leurs positions dans le liquide. Dans ce cas il vaut mieux dessiner de temps en temps un groupe de zoospores (voir la figure 2).

Lorsqu'on transporte les zoospores d'une température minime, où les mouvements ont complètement cessé, à une température élevée (à la température ordinaire de la chambre, par exemple), elles reprennent extrêmement vite leurs mouvements très accentués ; c'est ainsi qu'au bout de 20 à 40 secondes toute la masse des zoospores commence à fourmiller et au bout de 3 à 4 minutes les mouvements sont très actifs.

Il reste encore à remarquer que les petites zoospores vertes (*D. viridis*) sont un peu plus résistantes aux basses températures que les grosses zoospores rougeâtres (*D. salina*).

DIATOMÉES

Sur les mouvements des Diatomées aux températures inférieures, je ne connais qu'un travail de Miquel (1) ; cet auteur a pu constater que diverses Diatomées d'eau douce, soumises, pendant 2 heures et demi, à une température de 1° à 1°,5, ne perdent pas totalement leur mobilité ; » quelques espèces ont, il est vrai, présenté une certaine paresse dans leurs mouvements, mais il suffisait de les laisser quelques instants à la température ordinaire, pour les voir récupérer leur agilité première « (p. 322). D'après Miquel « les Diatomées d'eau douce supportent très bien le froid égal à 0° centigrade » (dans l'eau liquide), mais cet auteur ne nous dit pas, si à cette température les cellules sont encore mobiles.

Les expériences que j'ai instituées dans ce but m'ont donné les résultats suivants.

15. Cymbella Cistula.

J'ai fait trois expériences avec une petite espèce de *Cymbella* d'eau douce, qui m'a semblé être le *C. Cistula* et que j'avais récoltée en hiver, sous la glace, dans la pièce d'eau du jardin botanique de Bucarest.

Expérience Nº *28* (11 Janvier 1909).

Réfrigérant de Molisch ; distance entre la lame et la lamelle 150 μ.

(1) Miquel, *Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées* (Ann. de micrographie, 1892, p. 273).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
9h55'	+ 3°.	
9h59'	0°.	Mouvements encore assez accentués.
10h02'	— 1°,5.	Comme précédemment.
10h03'	— 2°,3.	A peu près comme précédemment.
10h05'	— 3°,5.	Mouvements beaucoup plus faibles.
10h09'	— 5°.	Mouvements très faibles, la cellule tourne tantôt d'un côté, tantôt de l'autre.
10h13'	— 6°,5.	La cellule avance très lentement ; pour bien voir les mouvements, j'emploie un oculaire portant des divisions micrométriques.
10h15'	— 7°,3.	Mouvements extrêmement lents ; pendant 2 minutes la cellule parcourt la distance de 3 divisions micrométriques (Reichert oc. 3, obj. 3), puis revient un peu en arrière.
10h19'	— 8°,3.	Aucun mouvement.
10h22'	— 8°,8.	La goutte d'eau s'est prise en glace.

Expérience N° 29 (11 Janvier 1909).

Expérience dans les mêmes conditions que la précédente ; distance entre la lame et la lamelle 110 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
10h35'	+ 4°.	
10h38'	— 1°.	La cellule avance assez bien.
10h41'	— 2°,7.	Comme précédemment.
10h44'	— 4°.	Mouvements assez faibles.
10h49'	— 5°,3.	Mouvements très faibles ; les cellules glissent de temps en temps mais difficilement.
10h53'	— 6°,3.	A peu près comme précédemment.
10h56'	— 7°.	A peu près comme précédemment.
10h59'	— 7°,4.	L'eau s'est congelée.

Expérience N° 30 (21 Janvier 1909).

Les mouvements ont continué pendant 23 minutes à une température, qui a varié de — 1° à — 7°.

Résumé. — Les cellules du *Cymbella Cistula* continuent donc leurs mouvements jusqu'à — 7° ou — 7°,3 ; la durée des mouvements a été de 16 minutes entre — 0° et — 7°,3 ; de 18 minutes entre — 1° et — 7° ; et de 23 minutes entre — 1° et — 7°.

16. Synedra.

Dans l'expérience précédente (21 Janvier 1909), j'ai poursuivi également les mouvements d'une petite espèce aciculaire de *Synedra* (*S. Acus*?) et j'ai pu constater qu'elle est restée mobile jusqu'à la température de — 6° ; quelques cellules avaient même repris leurs mouvements, après la fusion de l'eau, qui s'était prise en glace à la fin de l'expérience.

MYXOMYCÈTES

17. Fuligo septica.

J'ai fait trois expériences avec les zoospores du *Fuligo septica*, obtenues par la germination, dans l'eau de source, des spores récoltées en Septembre 1908.

Expérience N° 31 (10 Janvier 1909).

Température de la chambre de travail + 15°; diamètre intérieur du tube capillaire 150 μ.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
9h10′	+ 6°,5.	
9h21′	+ 2°.	Mouvements moins rapides qu'au commencement de l'expérience ; les zoospores tournent sur place ou s'avancent plus ou moins vite.
9h24′	+ 0°,3.	L'intensité des mouvements diminue graduellement.
9h25′	0°	
9h27′	— 0°,8.	Mouvements très faibles chez quelques zoospores, d'autres présentent des mouvements plus accentués.
9h30′	— 2°.	Mouvements de plus en plus faibles; beaucoup de zoospores ont perdu totalement leur mobilité.
9h31′	— 2°,5.	
9h33′	— 3°.	Mouvements extrêmement faibles, mais bien visibles.
9h35′	— 3°,8.	La grande majorité des zoospores immobile; dans le champ du microscope je ne vois que trois zoospores très faiblement mobiles.
9h37′	— 4°,3.	Comme précédemment.
9h40′	— 5°,3.	Je ne vois maintenant dans le champ du microscope qu'une seule zoospore mobile.
9h43′	— 5°,8.	Je vois deux zoospores mobiles.
9h44′	— 6°.	Une des zoospores précédentes encore mobile.
9h46′	— 6°,2.	Comme précédemment.
9h50′	— 6°,5.	Aucun mouvement; l'eau est restée liquide.

En retirant le tube capillaire de l'appareil réfrigérant et le laissant pendant quelques minutes à la température de la chambre (+ 15°), je constate que la plupart des zoospores ont repris leurs mouvements.

Je recommence alors l'expérience *avec les mêmes zoospores*.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
10h08′	+ 6°,5.	
10h11′	+ 2°.	Mouvements assez faibles, beaucoup plus faibles que dans l'expérience précédente à la même température.
10h14′	0°	Le nombre des zoospores mobiles diminue très rapidement.
10h17′	— 1°.	
10h19′	— 2°.	Quelques zoospores seulement sont restées mobiles; les unes se balancent faiblement sur place, d'autres tournent avec une certaine vitesse.
10h25′	— 4°.	A ce moment je ne vois dans le champ du microscope aucune zoospore mobile.
10h27′	— 4°,6.	Maintenant je trouve une zoospore mobile.
10h29′	— 5°,2.	La zoospore précédente toujours mobile.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
10h31′	— 5°,7.	La même zoospore toujours mobile.
10h35′	— 6°,3.	Aucun mouvement; l'eau du capillaire liquide.

Après avoir retiré la préparation de la boîte réfrigérante, j'ai constaté que beaucoup de zoospores avaient recommencé les mouvements.

Expérience N° 32 (10 Janvier 1909).

Température de la chambre de travail + 15°.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
2h10′	+ 4°,7.	
2h20′	+ 2°.	
2h22′	+ 1°,5.	Beaucoup de zoospores se balancent sur place ou bien nagent assez rapidement.
2h25′	+ 0°,8.	A peu près comme précédemment.
2h30′	— 0°,2.	Le nombre des zoospores mobiles diminue.
2h35′	— 1°.	
2h45′	— 2°.	Mouvements de balancement sur place très faibles.
2h50′	— 2°,4.	A peu près comme précédemment.
2h55′	— 2°,7.	A peu près comme précédemment.
3h00′	— 2°,8.	Le nombre des zoospores mobiles diminue sans cesse.
3h07′	— 3°.	
3h15′	— 3°.	
3h18′	— 3°.	
3h22′	— 3°.	
3h30′	— 3°.	
3h32′	— 2°,9.	
3h37′	— 2°,9.	
3h41′	— 2°,8.	
....	....	Pendant cet intervalle je n'ai fait aucune observation.
....	....	
4h15′	— 2°,8.	Aucun mouvement; l'eau du capillaire est restée liquide.

En exposant la préparation à la température de la chambre, quelques zoospores recommencent les mouvements au bout de 2 minutes, mais la plupart restent immobiles; sont-elles mortes?

Résumé. — Les zoospores de *Fuligo septica* ont continué leurs mouvements pendant 21 minutes entre 0° et — 6°, pendant 17 minutes 0° et — 5°,7 et pendant 1 heure 11 minutes, lorsque la température a varié entre — 0°,2, — 3° et — 2°,8.

II. — PROTOZOAIRES ET AUTRES ANIMAUX.

Mes expériences sur les animaux ont porté principalement sur les Paramécies, les Vorticelles, les *Oxytricha* et les *Lionotus*; j'ai fait également quelques recherches sur les mouvements de l'*Artemia salina*, ce petit crustacé si caractéristique pour beaucoup de lacs salés. Les observations les plus complètes portent

sur les Paracémies et les Vorticelles ; dans l'eau, qui contenait ces animaux, se trouvaient aussi d'autres Protozoaires, non déterminés et dont je n'ai pas poursuivi de plus près les mouvements.

A ce qu'il paraît, le premier naturaliste qui ait étudié l'action du froid sur les Infusoires, a été *Spallanzani*, en 1765 et en 1776 (1) ; le naturaliste italien a vu de petits Infusoires ciliés se développer dans l'eau refroidie à zéro.

Ehrenberg (2) a répété et confirmé les observations de Spallanzani ; Ehrenberg a laissé se prendre en glace l'eau, contenant des Infusoires, et il a vu alors « an kaltem Orte mit kaltem Microscope » des Infusoires mobiles dans les vésicules d'eau restées liquides au milieu de la masse congelée ; cet auteur croyait même que l'eau de ces vésicules se maintenait liquide à cause de la chaleur émise par les corps des animaux, ce qui est très douteux.

Pütter (3) a vu le *Spirostomum teres* nager, quoique très lenment, dans l'eau refroidie à près de zéro « in umittelbarer Nähe der Eiskruste ».

D'autre part, beaucoup d'observateurs ont constaté que divers Infusoires se trouvent à l'état mobile, dans l'eau des mares et des lacs, recouverte d'une couche plus ou moins épaisse de glace. Ce fait est, à coup sûr, très intéressant, mais il faut remarquer que dans ce cas la température de l'eau est toujours supérieure à zéro. Voici, par exemple, un cas que j'ai observé moi-même : le petit lac du Jardin botanique de Bucarest était recouvert le 10 Janvier 1909 d'une couche de glace, ayant une épaisseur d'à peu près 15 centimètres ; tandis que la température de l'air était de — 6°, le thermomètre introduit dans l'eau marquait à peu près 3°,5. Dans cette eau j'ai toujours trouvé de nombreux organismes mobiles, tels que des *Peridinium tabulatum*, des *Cryptomonas ovata*, des *Cr. erosa*, des *Synura uvella*, des Paramécies et d'autres petits Infusoires, ainsi que de très petites Anguillules.

(1) Cité par Ehrenberg, *Infusionsthierchen*, 1838, p. 526, et par Bütschli, *Bronn's Thierreich*, Bd I, Abt. 3, 1889, p. 1815.

(2) Ehrenberg, *loc. cit.*, p. 526.

(3) Pütter, *Studien uber Thigmotaxis bei Protisten* (Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1900, Suppl., p. 266).

Mais certains Infusoires semblent être moins résistants aux basses températures ; c'est ainsi que d'après Pütter (1) le *Stylonichia* périt et le contenu de la cellule devient granuleux, lorsque la température descend jusqu'à + 4° ; de même le *Chilodon cucullulus* devient immobile à + 3° (2).

18. **Paramæcium bursaria.**

J'ai fait sur cette espèce dix-huit expériences ; en voici les résultats de quelques-unes.

Expérience N° 33 (21 Janvier 1907).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
10h05'	— 1°.	
10h10'	— 5°,5.	Mouvements assez énergiques.
10h20'	— 7°,5.	Comme précédemment.
10h25'	— 9°.	Mouvements de plus en plus faibles.
10h30'	— 9°,6.	
10h35'	— 9°,8.	
10h40'	— 10°.	
10h45'	— 10°.	Un individu traverse rapidement le champ du microscope.
11h10'	— 10°,1.	Dans le champ deux individus avancent lentement.
11h20'	— 10°,1.	Comme précédemment.
.....	.....	Pendant cet intervalle je n'ai fait aucune observation.
.....	.....	
1h10'	— 8°,2.	Deux individus traversent le champ.
1h35'	— 7°,3.	Un des individus précédents revient assez paresseusement.
1h45'	— 7°.	Comme précédemment.

Expérience n° 34 (12 Février 1907).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
2h16'	— 0°,5.	
2h26'	— 3°,8.	
2h36'	— 7°.	Beaucoup d'individus traversent le champ du microscope.
2h46'	— 8°,9.	Mouvements encore assez prononcés.
2h56'	— 9°,9.	Les individus continuent leurs mouvements ; en même temps que le *Paramæcium bursaria*, d'autres petits Infusoires ciliés circulent dans le tube capillaire.
3h06'	— 10°,6.	Mouvements assez faibles.
3h16'	— 10°,8.	A côté de deux individus, qui tournent sur place, j'en vois plusieurs autres immobiles, dont la surface présente une ou plusieurs proéminences sarcodiques ; ces derniers individus *paraissent* être morts.
3h26'	— 11°.	Certains individus ne s'avancent que lentement, d'autres un peu plus rapidement.

(1) Pütter, *loc. cit.*, p. 280.
(2) Pütter, *loc. cit.*, p. 264.

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS.
3h40′	— 11°,1.	Parmi les Paramécies mobiles, j'en vois un qui porte *une proéminence sarcodique à son extrémité postérieure* (fig. 3*a*).
3h46′	— 11°,1.	
3h56′	— 11°,1.	Dans un des tubes capillaires je vois cinq Paramécies tournant lentement les uns autour des autres.
4h10′	— 11°,1.	Je vois encore plusieurs individus mobiles, dont l'un traverse assez rapidement le champ, tandis que les autres tournent plutôt sur place.
4h20′	— 11°,1.	A peu près comme précédemment.
4h31′	— 11°,1.	

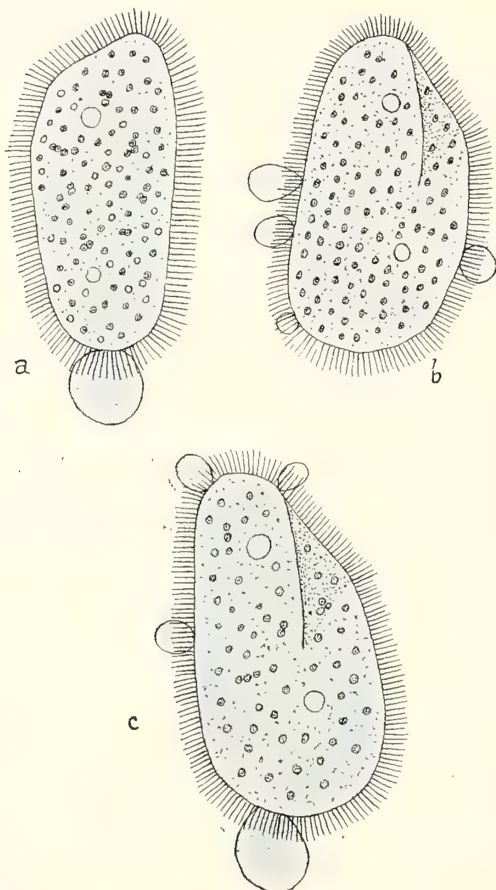


Fig. 3. — *Paramæcium bursaria*; individus émettant aux basses températures (—11°) des proéminences protoplasmiques vacuolaires, tout en continuant leurs mouvements.

Après avoir retiré les tubes capillaires de la boîte, je les observe à la température de la chambre de travail (+ 18°) ; au bout de deux minutes, quelques Paramécies présentent déjà des mouvements très énergiques. En comptant les individus, j'en trouve 52, dont 45 morts et 7 vivants ; mais ce qui me semble étrange, c'est que, parmi les individus vivants, il y en a 4, qui portent à leurs surfaces des exsudations sarcodiques hyalines (fig. 3, *b*, *c*) et qui pourtant sont tout aussi bien mobiles que les individus normaux. Au bout de quatre heures, les individus dont il est question ne portent plus les exsudations mentionnées ; les ont-ils retirées ou bien, ce qui est plus probable, se sont-elles détachées ? La présence de semblables proéminences protoplasmiques (1) à la surface des Paramécies, soumis à une basse température, est un indice évident d'un commencement de désorganisation particulière. Ce phénomène est analogue à celui observé déjà par O. F. Müller, Ehrenberg, Dujardin, Bütschli et par d'autres naturalistes, et

(1) La partie centrale de ces proéminences m'a semblé être occupée par une grosse vacuole.

qui peut être provoqué par divers agents extérieurs, tels que chaleur, courants électriques, pression, blessure, substances chimiques, évaporation de l'eau. Dujardin a figuré sur les planches IV, VI, VII, VIII, XI, XII et XIV (1) plusieurs espèces d'Infusoires chez lesquels il a vu la production d'exsudations sarcodiques.

Expérience N° 35 (26 Janvier 1907).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
12h14'	+ 8°,5.	
12h19'	— 3°,5.	
12h22'	— 6°,3.	
.....	....	Pendant cet espace de temps je n'ai fait aucune observation.
.....	....	
1h40'	— 10°,3.	Je vois un *Paramæcium bursaria* traverser le champ du microscope, mais assez lentement.
1h45'	— 10°,2.	Comme précédemment.
1h50'	— 10°,2.	
1h53'	— 10°,1.	Un individu tourne sur place.
2h00'	— 9°,9.	Comme précédemment; un *Paramæcium putrinum*, qui se trouve dans le tube capillaire, présente des mouvements plus accentués que le *P. bursaria*.
2h10'	— 9°,8.	Comme précédemment.

La température s'élève graduellement jusqu'à 9 heures du soir et les mouvements continuent tout en s'affaiblissant de plus en plus. Voici la marche de la température pendant cet espace de temps :

4h15'	4h30'	4h50'	5h11'	5h30'	7h40'	8h30'	9h
—8°,2	—8°	—7°,8	—7°,6	—7°,3	—5°,3	—4°,3	—3°

J'ai vu aussi dans cette expérience des individus qui commençaient à se désorganiser par l'émission d'exsudations protoplasmiques à la surface de leur corps. Ainsi, à 7 h. 40 minutes (température — 5°,3), j'observe un *Paramæcium* présentant deux exsudations sarcodiques creusées de vacuoles, ce qui ne l'empêche pas de nager; je l'ai poursuivi pendant plus d'une heure. A la fin de l'expérience, les tubes capillaires contenaient aussi des individus morts, portant des expansions protoplasmiques à la surface du corps.

Expérience N° 36 (26 Janvier 1907).

Dans cette expérience les mouvements ont continué pendant 1 heure 7 minutes entre — 3°,5 et — 12°.

Résumé. — La durée des mouvements du *Paramæcium bursaria* a été donc: de 3 heures 40 minutes entre — 1°, — 10°,1 et — 7°; de 2 heures 5 minutes entre — 3°,8 et — 11°; de 1 heure 7 minutes entre — 3°,5 et — 12°; enfin de 8 heures 41 minutes entre — 3°,5 — 10°,3 et — 3°.

19. Paramæcium putrinum.

Dans les expériences précédentes il y avait dans les tubes capillaires, associé au *Paramæcium bursaria*, quelques individus

(1) Dujardin, *Hist. nat. des Zoophytes-Infusoires*, 1841.

appartenant au *Paramæcium putrinum*, sur lesquels j'ai fait de même quelques observations. Je rapporte plus bas quelques résultats.

Expérience N° 38 (25 Janvier 1907).

Durée des mouvements : 1 heure 15 minutes à une température, qui a varié entre —1°,9, —12° et —11° ; à la fin de l'expérience, l'eau s'est prise en glace.

Expérience N° 39 (26 Janvier 1907).

Les mouvements ont continué pendant 45 minutes entre —3°,3 et —11°,3 ; à la fin de l'expérience l'eau s'est solidifiée.

Expérience N° 40 (26 Janvier 1907).

Les mouvements ont continué pendant 7 heures 21 minutes entre —3°,5, —10°,3 et —5°,3. Dans cette expérience de longue durée, j'ai constaté des commencements de désorganisation caractérisée par l'émission d'exsudations protoplasmiques, semblables à celles que j'avais observées chez le *Paramæcium bursaria* dans les mêmes circonstances.

20. **Oxytricha** sp.

Sur une espèce d'*Oxytricha*, qui m'a semblé voisine de l'*Oxytricha fallax* Stein, j'ai fait quatre expériences, dont voici les résultats.

Expérience N° 41 (10 Février 1909).

Température de la chambre de travail +1° à 0° ; goutte d'eau entre la lame porte-objet et la lamelle, séparées par quelques petits grains de sables. Les mouvements ont continué pendant 6 heures ; la marche de la température durant cet espace de temps a été la suivante :

3h,25′	3h.35′	4h05′	4h20′	4h45′	7h30′	8h45′	10h05′
0°	—1°	—3°,8	—4°,8	—5°,5	—5°,2′	—5°,1	—4°,5

Expérience N° 42 (15 Février 1909).

Expérience dans les mêmes conditions que la précédente ; durée des mouvements : 2 heures 15 minutes entre —1° et —6° ; à la fin l'eau s'est brusquement prise en glace.

Expérience N° 43 (15 Février 1909).

Expérience dans les mêmes conditions que les précédentes ; durée des mouvements : 3 heures 20 minutes entre 0°, —5° et —4°,8.

Expérience N° 44 (16 Février 1909).

Expérience dans les mêmes conditions que les précédentes ; durée des mouvements : 3 heures 45 minutes entre 0°, —4° et —3°,3.

Les phénomènes de désorganisation des *Oxytricha*, aux basses températures, sont importants et méritent d'être mentionnés; à un certain moment et tout en gardant leur mobilité, les cellules commencent à se raccourcir, à se renfler pour devenir à la fin presque sphériques (fig. 4 *a*, *b*, *c*) ; en même temps le

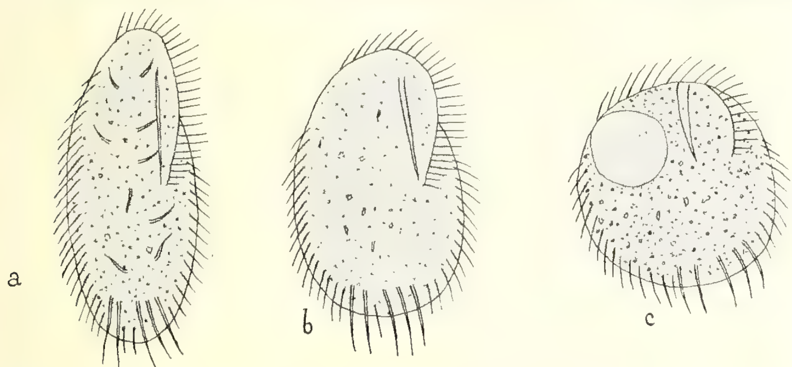


Fig. 4. — *Oxytricha* sp. ; individus mobiles. — *a*, forme normale ; *b*, *c*, individus changeant leurs formes et devenant sphériques, après un séjour de 5 heures entre — 1° et — 5°.

protoplasma prend un aspect grossièrement granuleux et il se forme, parfois, dans son intérieur, une grosse vacuole qui touche le tégument du corps; dans cet état, la cellule peut continuer ses mouvements pendant une heure et même davantage; à la fin elle s'arrête et se désorganise totalement.

21. **Lionotus fasciola**.

Sur cet Infusoire, ce n'est qu'incidemment que j'ai fait quelques observations ; une fois, j'ai poursuivi les mouvements pendant 1 heure 10 minutes, entre — 0°,8 et — 6°,5 ; une autre fois pendant 15 minutes seulement, entre — 0°,2 et — 7°,6.

22. **Vorticelles**.

Mes expériences portent sur deux espèces de *Vorticella*, que j'ai déterminées à l'aide de l'ouvrage de Saville Kent (*A Manual of the Infusoria*, 1880-1881) ; je crois que c'étaient *V. campanula* et *V. microscopica*. Ils se sont développés dans l'eau contenant des restes de plantes mortes, que j'avais apportées, dix jours avant l'expérience, des fossés de Bucarest-Grozavesti ; les animaux étaient fixés, par leurs pédoncules, sur diverses Protococcacées, ainsi que sur différentes impuretés, de

sorte que l'on pouvait les introduire assez facilement dans des tubes capillaires un peu plus larges. J'ai fait quatre expériences ; dans ce qui suit je ne rapporte que le résultat d'une seule.

Expérience N° 45 (17 Décembre 1908).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
3h35'	+ 1°,5.	
3h40'	— 0°,8.	
3h42'	— 1°,2.	
3h47'	— 2°,5.	
3h52'	— 3°,5.	Mouvements des cils assez actifs; quelques individus balancent assez rapidement, leurs corps aussi, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre; le pédoncule reste droit.
3h56'	— 4°	A peu près comme dans le cas précédent.
4h04'	— 4°,7.	L'intensité des mouvements diminue peu à peu ; je ne vois pas le pédoncule se contracter (1).
4h10'	— 5°.	Les mouvements des cils et le balancement du corps de plus en plus faibles.
4h18'	— 5°,5.	
4h25'	— 5°,5.	
4h32'	— 5°,8.	
4h43'	— 5°,9.	
4h50'	— 6°,1.	Les corps ne se balancent plus, tandis que les cils continuent leurs mouvements.
4h55'	— 6°,5.	Comme précédemment.
5h00'	— 6°,9.	L'eau des capillaires s'est prise en glace.

Par conséquent la durée des mouvements a été de 1 heure 15 minutes entre — 0°,8 et — 6°,5.

23. **Artemia salina.**

Je rapporterai enfin quelques observations, que j'ai faites sur cet intéressant Crustacé, très abondant à certaines époques dans le Lacul-sarat (Braïla). Les expériences ont été effectuées de la manière suivante : l'animal est introduit, avec un peu d'eau salée, dans une petite éprouvette ayant à peu près 12 millimètres de diamètre ; un petit thermomètre, donnant le dixième de degré, plonge dans l'eau de l'éprouvette ; on fixe cette dernière, au moyen d'un bouchon, dans une autre éprouvette plus large, dont l'air est destiné à modérer l'action du milieu réfrigérant et à abaisser lentement la température de l'eau ; le tout est plongé dans un mélange réfrigérant et retiré de temps en temps, pour observer la température du liquide ainsi que l'état de l'animal.

(1) Pendant toute la durée de cette expérience, je n'ai pas pu constater les contractions du pédoncule ; dans d'autres expériences j'ai vu cependant qu'il ne cessait ses contractions que vers — 6°.

Les mouvements sont observés, au commencement, à l'œil libre ; plus tard, lorsque l'animal ne s'avance plus que très difficilement, ou qu'il ne change plus de place, on poursuit les mouvements des branchies à la loupe.

Les animaux sur lesquels ont porté mes expériences étaient assez petits (9 à 11 millimètres) ; ils se sont développés au laboratoire, des œufs apportés de Lacul-sarat, dix mois auparavant.

Expérience N° 46 (5 Février 1907).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
12h04'	+ 20°.	
12h05'	+ 8°.	
12h06'	— 2°.	L'animal nage très lentement.
12h08'	— 4°.	L'animal s'est arrêté sous la surface libre de l'eau et s'efforce de s'avancer, en remuant ses branchies, mais sans réussir.
12h10'	— 5°,5.	A peu près comme précédemment.
12h20'	— 6°,2.	Les mouvements des branchies sont devenus beaucoup plus faibles qu'auparavant.

Je retire l'éprouvette du mélange réfrigérant et je la laisse se réchauffer ; l'animal recommence alors ses mouvements avec vivacité.

Expérience N° 47 (5 Février 1907).

Les mouvements continuent pendant 10 minutes entre 0° et — 8° ; à cette dernière température des cristaux de sel commencent à se former dans la solution ; après l'avoir réchauffée, j'ai constaté que l'animal était mort.

Expérience N° 48 (9 Janvier 1909).

Heures.	Températures.	OBSERVATIONS
3h30'	+ 20°.	
3h40'	+ 6°,5.	
3h50'	— 0°,8.	L'animal nage beancoup plus lentement qu'au commencement de l'expérience.
3h57'	— 3°,1.	L'animal est arrêté sous la surface de l'eau et ne remue que ses branchies.
4h00'	— 3°,5.	Les mouvements des branchies continuent, tout en diminuant graduellement d'intensité.
4h05'	— 4°,5.	
4h15'	— 5°	
4h20'	— 4°,5.	
4h26'	— 5°,1.	
4h33'	— 5°,3.	
4h40'	— 4°,3.	
4h43'	— 5°.	
4h56'	— 4°.	
5h00'	— 4°.	Dès ce moment l'animal ne remue plus ses branchies continuellement, mais seulement de temps en temps.
5h10'	— 4°,5.	Comme précédemment.
5h15'	— 4°,7.	A ce moment, des cristaux aciculaires, très longs, se forment dans la solution ; la cristallisation commence au fond de l'éprouvette, se propage assez rapidement vers la surface et envahit toute la solution ; en réchauffant l'éprouvette, je constate que l'animal est mort.

Expérience N° 49.

Dans cette expérience les mouvements ont continué pendant deux jours et demi à la température de 0° ; l'éprouvette contenant l'animal était introduite dans la neige qui fondait très lentement.

Résumé. — Les mouvements de l'*Artemia salina* ont donc continué pendant 10 minutes entre 0° et — 8° ; pendant 14 minutes entre — 2° et — 6°,2 ; pendant 1 heure 20 minutes entre — 0°,8 et — 4°,5, et enfin pendant deux jours et demi à 0°.

CONSIDÉRATIONS FINALES

Relativement à la limite inférieure de température, compatible avec les mouvements du protoplasma, on admettait jusqu'à présent la règle générale suivante. Ces mouvements, tout comme les autres manifestations physiques de la vie cellulaire, s'arrêtent généralement aux environs de zéro ; à cette température, le protoplasma passe à l'état de rigidité frigorifique et s'immobilise. Dans deux ou trois cas seulement, on avait constaté que les mouvements continuent jusqu'à deux degrés sous zéro.

Cette conclusion nous semble tout d'abord assez naturelle. En effet, puisque toute réaction chimique réclame, pour s'accomplir, une certaine quantité de chaleur et comme les manifestations de la vie se rattachent toujours à des réactions chimiques, il est évident que l'intensité de l'irritabilité générale doit diminuer avec l'abaissement de la température ; à zéro, les réactions chimiques dans la cellule sont tellement ralenties, que les mouvements protoplasmiques deviennent généralement inappréciables à notre œil.

Dans les recherches qui précèdent, en essayant de préciser les limites inférieures de température compatibles avec les mouvements de locomotion de certains organismes unicellulaires, j'ai trouvé que ces limites sont beaucoup plus inférieures qu'on ne les croyait jusqu'à présent. Elles sont tout d'abord variables avec l'espèce considérée ; ce sont les zoospores du *Dunaliella* qui sont les plus résistantes, puisque leurs mouvements ne cessent totalement qu'entre — 17° et — 22°,5. Chez les autres organismes étudiés, la limite inférieure varie entre — 5° et

— 12°7. Mais la limite inférieure de température compatible avec les mouvements de locomotion varie également chez les individus d'une même espèce. Le plus souvent ce n'est qu'un nombre restreint d'individus, qui continuent leurs mouvements jusqu'à une certaine température minime au-dessous de zéro ; beaucoup passent à l'état de rigidité, avant que la température ait atteint cette limite, non sans récupérer leurs mouvements, lorsque la température s'élève de nouveau ; enfin un certain nombre d'individus sont tués.

En ce qui concerne la durée des mouvements, elle est sous la dépendance du degré de température ; plus celle-ci est basse, moins la durée est longue.

Excepté les zoospores du *Dunaliella* et peut-être quelques autres organismes d'eau salée, la plupart des cellules mobiles cessent leur mouvements, au bout d'un certain temps, lorsque la température descend à zéro ou un peu au-dessous de zéro. Cependant il existe, à ce qu'il paraît, des organismes unicellulaires d'eau douce, qui peuvent continuer normalement leurs mouvements pendant très longtemps, lorsque la température descend à près de zéro. Les meilleurs sujets d'étude, à ce point de vue, sont certains Flagellés et Infusoires, qui se développent normalement, pendant l'hiver, dans l'eau des mares, des lacs et des rivières, sous la glace. Voici le résultat d'une expérience que j'ai faite à ce propos.

En cassant la glace du petit lac qui se trouve au Jardin botanique de Bucarest, j'ai pris l'eau et différentes plantes aquatiques ; la température de l'eau, sous la glace, était à peu près 4° ; examinée immédiatement, cette eau contenait beaucoup de *Cryptomonas erosa*, des *Peridinium tabulatum*, divers *Infusoires*, des *Rotifères*, quelques petites *Anguillules*, quelques *Astasia distorta* et beaucoup de *Diatomées* ; tous ces organismes étaient mobiles ; j'introduisis le bocal, qui les contenait, dans un vase rempli de neige et je plaçai le tout dans le couloir du laboratoire où la température se maintenait à peu près entre + 1° et — 1° ; le thermomètre placé dans l'eau du bocal a indiqué pendant toute la durée de l'expérience à peu près 0° ; un microscope, refroidi sous zéro, sert à l'observation des mouvements des cellules. Pendant deux semaines, tant qu'a duré

l'expérience, j'ai pu constater des mouvements assez rapides, presque normaux, chez tous les organismes mentionnés, sauf les Rotifères et les Diatomées.

Mes expériences démontrent encore, qu'en ce qui concerne les mouvements, le protoplasma des cellules mobiles est beaucoup plus résistant aux basses températures que le protoplasma des plantes supérieures, qui est enfermé dans une membrane plus ou moins rigide. En effet, en répétant quelques-unes des expériences effectuées par différents observateurs sur les mouvements internes du protoplasma (circulation et rotation), je suis arrivé à peu près aux mêmes résultats. C'est ainsi que dans les cellules des feuilles de l'*Elodea*, dans les poils staminaux du *Tradescentia* et dans les jeunes feuilles du *Tolypellopsis*, les mouvements cessent vers 0° ou un peu au-dessous de zéro.

(Laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Bucarest.)

RAPPORTS ENTRE LES

COMPOSÉS HYDROCARBONÉS

ET LA

FORMATION DE L'ANTHOCYANE

Par Raoul COMBES

I. — HISTORIQUE.

Depuis les premières observations, faites par Senebier (1) en 1791, sur l'existence d'une matière colorante rouge dans l'épiderme des feuilles de *Cyclamen*, des recherches nombreuses ont été entreprises en vue de déterminer la nature chimique de cette substance, d'étudier le mécanisme de sa formation ou encore de définir les modifications provoquées par son apparition dans la physiologie des végétaux. Les études sur la constitution chimique du pigment rouge ainsi que celles relatives au rôle joué par cette substance dans l'organisme végétal ne se rattachant qu'indirectement au sujet qui nous occupe, nous ne rappellerons pas les travaux qu'elles ont suscités et nous nous arrêterons seulement à ceux qui ont été poursuivis dans le but de déterminer le mécanisme de la formation du pigment. Cette matière colorante rouge reçut de Berzélius (2) le nom d'*érythrophylle* ; on la désigne plus communément aujourd'hui sous celui d'*anthocyanine* qui lui fut attribué par Marquart (3) en 1835, ou encore sous le nom d'*anthocyane*.

Les premières recherches entreprises sur le rougissement

(1) Senebier, Article : *Couleur des plantes. Physiologie végétale* (Encyclopédie méthodique, Paris, 1791).

(2) Berzélius, *Ueber den rothem Farbstoff des Beeren und Blätter im Herbste* (Annalen der Pharmacie, Bd XXI, 1837).

(3) Marquart, *Ueber die Farben der Blüthen*. Bonn, 1835.

conduisirent les auteurs à établir la théorie dite de la *Chromule*, d'après laquelle le pigment rouge des plantes dériverait de la chlorophylle par oxydation; cette notion fut soutenue par Guibourt (1), Macaire Princeps (2), Schübler et Funck (3) et fut acceptée par la plupart des botanistes contemporains de ces auteurs. Elle fut combattue plus tard par Marquart (4), puis par Hope (5) qui accordaient à l'anthocyane un mode de formation différent, mais continuaient cependant à considérer cette substance comme présentant d'intimes affinités chimiques avec la chlorophylle et les autres pigments végétaux auxquels, d'après ces auteurs, elle était susceptible de donner naissance sous certaines influences.

La question du rougissement des plantes entra dans une phase nouvelle quand Mohl (6) montra que l'anthocyane et la chlorophylle sont des pigments totalement différents quant à leur origine chimique et à leur localisation dans la cellule végétale. Les observations de Kützing (7), de Chevreul (8), et de Morren (9) confirmèrent ces assertions et firent abandonner définitivement la théorie de la Chromule qui avait été acceptée jusqu'à cette époque.

On ne possédait alors que de très vagues notions sur les conditions de formation de la substance rouge; aussi, dès que l'inexactitude de la théorie de la Chromule fut démontrée, les auteurs qui s'occupèrent du développement de l'anthocyane envisagèrent-ils surtout la question au point de vue de l'influence des agents extérieurs sur le phénomène du rougissement. La recherche des processus intimes de la formation du pigment rouge n'ayant conduit qu'à des résultats inexacts, il paraissait

(1) Guibourt, Journ. de Pharmacie, 1827, p. 27.

(2) Macaire Princeps, *Sur la coloration automnale* (Soc. de phys. de Genève, vol. IV, p. 50).

(3) Schübler et Funck, *Untersuch. über die Farben der Blüthen*. In-8, Tubingen, 1825, p. 32.

(4) Marquart, *Loc. cit.*

(5) Hope, C. R. A. S., p. 59, 1837.

(6) Mohl, *Recherches sur la coloration hibernale des feuilles* (Ann. Sc. nat., 2e série, t. IX).

(7) Kützing, Anat. und Phys. d. Pflanzen, 1855, p. 109.

(8) Chevreul, *Explication de la zone brune des feuilles du* Geranium zonale (C. R. A. S., XLV, p. 397).

(9) Morin, *Dissert. inaug. sur les feuilles vertes et colorées*. Gand, 1858.

logique d'étudier d'abord les conditions extérieures qui déterminent la formation de l'anthocyane avant d'essayer à nouveau de définir les modifications chimiques qui surviennent dans la cellule végétale pour aboutir à la constitution du pigment rouge.

Mohl (1) et Haberlandt (2) attribuèrent à l'alternance des basses températures nocturnes et de la vive lumière diurne, un rôle prépondérant dans le phénomène du rougissement. Askenasy considérait que, seule, la lumière devait agir; Kraus (3) et Mer (4), au contraire, pensaient que le rôle le plus important devait être joué par le froid. En 1887, L. Dufour (5) montra que la lumière directe favorise la production de matière colorante rouge dans les organes les plus divers. L'action de l'alternance de basses températures pendant la nuit et de températures élevées accompagnées d'un éclairement intense pendant le jour, fut définitivement précisée par Gaston Bonnier (6) qui produisit expérimentalement le rougissement chez différentes espèces végétales en exposant ces dernières, pendant le jour à une vive lumière et pendant la nuit aux basses températures d'une étuve à glace.

Vers la même époque, Overton (7) chercha à déterminer expérimentalement le rôle joué par chacun des deux agents, température et lumière, dans la formation de l'anthocyane. En cultivant l'*Hydrocharis Morsus-ranæ* dans des liquides de composition constante et en exposant certaines des cultures à la lumière tandis que d'autres étaient conservées à l'obscurité, il put observer que les plantes du premier lot développaient de l'anthocyane dans leurs tissus, tandis que celles du second conservaient leur couleur verte initiale sans aucune trace de pigment rouge. Les deux lots d'*Hydrocharis* ayant été exposés aux

(1) Mohl, *Loc. cit.* et *Vermischte Schriften*. Tubingen, 1845, p. 375.

(2) Haberlandt, *Sitzung. d. Akad. d. Wiss. z. Wien.*, vol. LXXII, Abtheil. I.

(3) Kraus, *Einige Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse* (Sitzung d. phys. med. Soc. z. Erlangen, 19 déc. 1871 et 11 mars 1872).

(4) Mer, Bulletin Soc. bot. de France (t. XXIII, p. 231, et t. XXIV, p. 105).

(5) L. Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles*.

(6) G. Bonnier (Ann. des sciences nat., 1887), *Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures extrêmes* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVIII, 1899, p. 1143).

(7) Overton, *Beobacht. und Vers. über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pfl.* (Jahr. f. wiss. Bot., t. XXXIII, 1899, p. 171).

mêmes températures pendant toute la durée des expériences, il était permis de conclure que la lumière pouvait déterminer le rougissement, la température restant constante. Dans une autre série d'expériences, la température fut seule modifiée, toutes les autres conditions de développement étant maintenues uniformes; il fut alors observé que les plantes rougissaient à basse température et perdaient la totalité de leur pigment rouge quand on élevait cette dernière. Par cette seconde série d'expériences, Overton démontrait donc que les basses températures favorisent le rougissement.

En dehors de la lumière et de la température, l'état hygrométrique de l'air semble également avoir une action sur le développement de l'anthocyane. Les recherches d'Eberhardt (1) ont montré que chez le *Coleus Blumei* et chez l'*Achyranthes angustifolia*, l'air sec détermine une production de pigment rouge plus considérable que celle qui a lieu en présence de l'air normal ou de l'air humide ; l'augmentation de coloration intéresse d'ailleurs également tous les pigments contenus dans ces végétaux.

L'addition de différents composés hydrocarbonés aux milieux de culture dans lesquels se développaient des plantes supérieures d'espèces diverses permit à Overton de déterminer le rôle important joué par ces substances dans le phénomène de rougissement. En cultivant certaines plantes aquatiques, *Trapa natans*, *Hydrocharis Morsus-ranæ*, *Elodea canadensis*, divers *Myriophyllum*, dans des solutions contenant des sucres en proportion suffisante, l'auteur put déterminer la production d'anthocyane dans les organes de ces végétaux, tandis que des témoins, placés dans les mêmes conditions de développement, mais cultivés en solutions non sucrées, conservaient leur teinte verte initiale. Les sucres utilisés intervenaient par leur nature chimique propre et non par leur pouvoir osmotique ; le pigment rouge, en effet, ne se développait pas chez les plantes cultivées dans des liqueurs salines de concentration osmotique identique à celle des solutions sucrées utilisées ; c'est ainsi qu'à concen-

(1) Eberhardt, *Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Botanique, t. XVIII, 1903, p. 114 et 135).

tration osmotique égale, le glucose, le saccharose et le lévulose provoquaient le rougissement tandis que l'azotate de potasse, le chlorure de sodium, le sulfate de soude, la glycérine et même le galactose restaient inactifs. Des résultats analogues furent obtenus sur des plantes terrestres; des rameaux d'*Ilex Aquifolium*, d'*Hedera Helix*, de *Saxifraga crassifolia*, détachés et placés dans des liqueurs sucrées, développaient de l'anthocyane à partir d'un certain degré de concentration des solutions. Il est cependant nécessaire de faire remarquer que, dans les expériences d'Overton, la culture en milieu sucré ne détermina pas dans tous les cas la formation de l'anthocyane; c'est ainsi que, parmi les végétaux aquatiques : *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Pistia Stratiotes*, ne se colorèrent jamais en rouge ; de même, parmi les plantes terrestres, *Fritillaria imperialis*, *Mahonia Aquifolium* conservèrent leurs feuilles vertes dans les solutions sucrées. Overton observa, à ce sujet, qu'à l'exception des plantes aquatiques submergées, les expériences restaient négatives pour les végétaux dont la coloration rouge, dans la nature, est due à la présence d'anthocyane dans les cellules épidermiques; au contraire, pour les plantes chez lesquelles le pigment rouge est localisé dans les cellules du mésophylle, la culture en liqueurs sucrées provoquait toujours le rougissement.

En étudiant l'action morphogénique de certaines substances organiques sur les végétaux. Molliard (1) constata comme Overton, la présence de l'anthocyane chez les plantes cultivées en milieux sucrés. Dans ces expériences. les graines étaient stérilisées à l'aide d'une solution de sublimé, et semées sur des milieux solides ou liquides préalablement rendus stériles; les plantes pouvaient ainsi se développer en présence du sucre et à l'abri des microorganismes.

Au cours de recherches entreprises sur les substances qu'il appelle *chromogènes respiratoires* (Atmungschromogene), W. Palladine (2) obtint des résultats que l'on peut rapprocher

(1) M. Molliard, *Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs* (Rev. gén. de Bot., t. XIX, 1907).
(2) W. Palladin, *Ueber die Bildung der Atmungschromogene in den Pflanzen* (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, H. 6, 1908, p. 389).

de ceux d'Overton et de Molliard. L'auteur opérait sur des fragments de feuilles de *Rumex Patientia* dont certains étaient placés dans une solution de saccharose à 20 p. 100 et restaient exposés à la lumière, tandis que d'autres, maintenus dans la même solution, étaient placés à l'obscurité; enfin quelques fragments, servant de témoins, étaient immergés dans l'eau. L'auteur observa qu'après quelques jours de contact, les fragments de feuilles du premier lot étaient fortement colorés en rouge et renfermaient de grandes quantités de chromogènes, décelables au moyen de la peroxydase de raifort en présence d'eau oxygénée ; ceux du second lot avaient rougi d'une manière moins intense et renfermaient moins de chromogènes, enfin les fragments servant de témoins ne présentaient aucune trace de pigment rouge et contenaient très peu de chromogènes. Il résultait de ces expériences que la formation de l'anthocyane était favorisée par la lumière et par le contact avec des solutions de saccharose.

J'ai montré (1) que l'anthocyane peut également se développer quand des composés hydrocarbonés s'accumulent dans les feuilles à la suite de décortications annulaires pratiquées sur les tiges. L'apparition du pigment rouge paraît, encore ici, être en relation avec l'augmentation de la quantité d'hydrates de carbone contenus dans le suc cellulaire; mais tandis que dans les plantes cultivées par Overton et par Molliard ces composés provenaient du milieu nutritif, dans les feuilles des rameaux décortiqués ils doivent leur origine à la synthèse chlorophyllienne.

Les récentes recherches de Molliard (2) ont mis en lumière l'influence de l'oxygène sur le développement de l'anthocyane. Les expériences ont porté sur des Radis développés en liqueurs sucrées ; les plantes étaient complètement immergées dans le milieu nutritif pendant toute la durée de leur développement ; dans ces conditions, les organes qui se trouvent à peu de distance de la surface du liquide développent de l'anthocyane tandis que les racines qui sont enfoncées plus avant dans le milieu

(1) R. Combes, *Production d'anthocyane sous l'influence de décortications annulaires* (Bull. de la Soc. Bot. de France, 1909).

(2) M. Molliard, *Production expérimentale de tubercules blancs et de tubercules noirs à partir de graines de Radis rose* (C. R. A. S., 1909, p. 573).

ne présentent aucune trace de pigment rouge : les conditions d'éclairement, de température, d'état hygrométrique étant les mêmes en tous les points du milieu nutritif. L'auteur rapporta l'absence d'anthocyane, chez les organes situés dans les parties profondes, à la trop faible quantité d'oxygène existant à ces niveaux.

La présence de composés tannoïdiques dans les plantes susceptibles de développer de l'anthocyane, et les analogies existant entre certaines réactions des tannins et celles qu'il obtint à l'aide du pigment rouge, permirent à Overton de considérer l'anthocyane comme une combinaison glucosidique dont le radical principal devait être voisin d'un acide tannique quelconque. Cette manière de voir concordait d'ailleurs avec l'hypothèse de Pick (1) qui, en 1883, admettait que le pigment rouge des végétaux dérivait d'un chromogène du groupe des tannins.

Les observations de Mirande (2) aboutirent à des conclusions semblables : en étudiant des feuilles chez lesquelles l'anthocyane s'était développée à la suite de lésions effectuées par des Insectes, l'auteur montra que les conditions nécessaires au rougissement étaient l'accumulation de tannins et de glucose ainsi que la présence d'oxydases.

Les recherches chimiques de J. Laborde (3) conclurent également à l'existence de relations entre les tannins et le développement des pigments rouges : l'auteur assimile le phénomène du rougissement à une action diastasique qui donnerait naissance à une matière colorante rouge aux dépens d'un noyau chromogène de nature phénolique que posséderaient tous les tannins. Laborde a pu opérer le rougissement de certains composés tanniques en soumettant ces corps à des actions diverses, telles que l'action de la lumière solaire en présence d'acide chlorhydrique et de formol.

(1) Pick, *Ueber die Bedeutung des rothem Farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung* (Bot. Central., t. XVI, 1883, p. 281, 314, 343, 375).

(2) M. Mirande, *Sur l'origine de l'anthocyanine déduite de l'observation de quelques Insectes parasites des feuilles* (C. R. A. S., t. CXLV, 1907, p. 1300).

(3) J. Laborde, *Sur le mécanisme physiologique de la coloration des raisins rouges et de la coloration automnale des feuilles* (C. R. A. S., juin et novembre 1908).

Je me suis borné jusqu'ici à exposer les principaux résultats obtenus par les différents auteurs qui se sont occupés de la question de l'anthocyane ; je dois également dire un mot des hypothèses qui ont été formulées dans le but d'expliquer le mécanisme de la formation du pigment rouge et la nature des processus chimiques qui lui donnent naissance dans la cellule végétale.

Nous ne reviendrons pas sur la théorie de la Chromule, abandonnée depuis longtemps, et nous nous arrêterons tout d'abord aux hypothèses formulées par Overton à la suite de ses recherches.

La production d'anthocyane sous l'influence de la culture en milieux sucrés permit à l'auteur de supposer que l'élaboration du pigment rouge était en relation étroite avec la teneur en sucre du suc cellulaire. Cette opinion, qui était hypothétique à l'époque où Overton publia son Mémoire, devint très vraisemblable à la suite des travaux de J. Laurent (1), Mazé et Perrier (2) et Molliard (3) qui montrèrent que les plantes supérieures sont capables d'absorber et d'utiliser les sucres qui leur sont fournis artificiellement. Chez les végétaux cultivés en milieux sucrés, les hydrates de carbone employés peuvent s'accumuler dans le suc cellulaire, et l'apparition d'anthocyane qui se produit consécutivement, semble donc bien être en relation avec cette accumulation.

En se basant sur ses résultats expérimentaux, Overton essaya d'expliquer le rougissement des plantes qui se produit dans la nature sous l'influence de causes diverses. L'augmentation de l'intensité lumineuse provoquant l'apparition de l'anthocyane, il était possible d'attribuer ce phénomène à l'accumulation de quantités importantes d'hydrates de carbone solubles dus à l'activité chlorophyllienne.

L'abaissement de température qui détermine également la formation du pigment rouge et joue un rôle important dans le rougissement automnal, semble agir aussi en provoquant une

(1) J. Laurent, *Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques* (Rev. gén. de Bot., t. XVI, 1904).

(2) Mazé et Perrier, *Recherches sur l'utilisation de quelques substances ternaires par les végétaux à chlorophylle* (Ann. Inst. Pasteur, t. VIII, 1904).

(3) Molliard, *Loc. cit.*

accumulation de sucres dans les tissus pigmentés. A l'appui de cette seconde hypothèse, Overton rappela les faits mis en lumière par Müller-Thurgau (1), A. Fischer (2), et Lidforss (3); ces faits démontrent qu'un abaissement de température produit la transformation de l'amidon en sucre dans les tissus végétaux, tandis que la modification inverse a lieu quand la température s'élève. En outre, le froid entravant la migration des hydrates de carbone élaborés dans les feuilles, il semblait à Overton qu'une accumulation de composés sucrés devait se produire dans ces organes et que l'apparition de l'anthocyane pouvait être encore attribuée ici à l'augmentation de la teneur en sucre du suc cellulaire.

Enfin, à la suite de ses recherches sur les réactions du pigment rouge, Overton fut conduit à penser que l'anthocyane devait résulter de la combinaison des tannins contenus dans les cellules avec les sucres qui venaient s'y accumuler.

A côté des hypothèses formulées par Overton, il faut également signaler celles qui ont été récemment émises par Palladine (4). Pour cet auteur toutes les plantes renferment des oxydases et des chromogènes, ces derniers étant des composés aromatiques susceptibles de se colorer par oxydation. Le plus souvent, l'oxygène fixé par les oxydases sur les chromogènes est immédiatement repris grâce à la présence de réductases dans les cellules et les chromogènes restent incolores. Dans certains cas cependant, les phénomènes de réduction se produisent d'une manière moins intense que les processus d'oxydation ; il en résulte une fixation d'oxygène sur les chromogènes et la coloration de ces derniers ; la production de pigments rouges serait pour Palladine le résultat de ces modifications; elle correspondrait toujours à une accélération des processus d'oxydation et à un ralentissement dans les réactions réductrices.

Buscalioni et Polacci, Mirande et Laborde, admettent égale-

(1) Müller-Thurgau, *Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in Folge niederer Temperatur* (Landw. Jahrb., XI, 1882).

(2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd XXII, p. 73-160, 1891.

(3) Lidforss, *Zur Physiologie und Biologie des wintergrünnen Flora* (Bot. Centralbl., Bd LXVIII, p. 33-44, 1896).

(4) W. Palladine, *Loc. cit.*

ment le rôle important joué par les oxydases dans la formation de l'anthocyane.

Les travaux de Molliard, qui mettent en évidence le rôle joué par l'oxygène dans le développement de l'anthocyane, semblent apporter un premier appui aux idées de Palladine.

L'étude des variations subies par les échanges respiratoires au cours du rougissement dû à des causes diverses, fournirait d'utiles indications sur cette théorie.

Nous venons de voir que les recherches d'Overton, de Molliard et de Palladine ont mis en évidence l'existence de relations étroites entre la production d'anthocyane chez certains végétaux et l'accumulation, dans les tissus de ces derniers, de sucres provenant des milieux de culture artificiels. En utilisant des séries de solutions sucrées de concentrations croissantes, ces auteurs déterminaient dans le suc cellulaire des plantes en expérience, une accumulation de composés sucrés d'autant plus importante que la richesse en sucre du milieu de culture correspondant était plus considérable. L'anthocyane n'apparaissant qu'à partir d'une concentration déterminée du milieu, on pouvait conclure, dans ces expériences, à une relation entre le rougissement des divers organes et la présence dans leur suc cellulaire de quantités relativement considérables de composés sucrés.

Overton a précisément supposé que dans les conditions variées du rougissement naturel, il se produit également une accumulation d'hydrates de carbone ; mais la vérification expérimentale reste à faire.

J'ai pensé que la méthode des analyses chimiques, en nous renseignant sur les variations qualitatives et quantitatives qui surviennent dans l'ensemble des hydrates de carbone contenus dans les tissus végétaux, pourrait apporter une utile contribution à la question de la formation de l'anthocyane sous des influences naturelles. Le présent Mémoire expose les résultats obtenus dans cet ordre de recherches.

Je dois dire immédiatement, pour ne plus avoir besoin d'y revenir, que par le terme *anthocyane*, je désigne, non pas un corps déterminé, mais un groupe de pigments pouvant avoir

des compositions très différentes et caractérisés par leur coloration rouge en milieu acide et bleue ou violette en milieu alcalin.

II. — TECHNIQUE.

Les matériaux d'étude sur lesquels ont porté les recherches ont été les suivants :

1° Des feuilles d'*Ampelopsis hederacea* chez lesquelles le pigment rouge s'était développé grâce à un éclairement intense ;

2° Des feuilles de *Rosa canina*, de *Mahonia Aquifolium* et de *Sorbus latifolia* qui s'étaient colorées en rouge sous l'influence des premières gelées d'automne ;

3° Des feuilles de *Spiræa paniculata* chez lesquelles l'anthocyane était apparue à la suite de décortications annulaires pratiquées sur les tiges.

Les groupes de corps qui ont été dosés comparativement dans les feuilles rouges et dans les feuilles vertes sont les suivants :

1° Sucres réducteurs et non réducteurs.

2° Glucosides.

3° Dextrines.

4° Amidon et celluloses facilement saccharifiables.

A. — Récolte des feuilles et traitement préliminaire.

Les conditions dans lesquelles ont été faites les récoltes seront indiquées pour chaque cas en particulier ; elles ont dû varier, en effet, suivant les causes qui déterminaient le rougissement. Disons cependant que les feuilles rouges et les feuilles vertes ont toujours été recueillies sur les mêmes individus et que chacun des lots sur lesquels ont porté les analyses comprenait exactement 100 grammes d'organes frais.

Aussitôt après leur récolte, les feuilles sont divisées en menus fragments et soumises à l'action de l'alcool bouillant. Cette première opération est indispensable pour éviter que des modifications chimiques ne se produisent dans les organes récoltés ; elle doit avoir lieu immédiatement après que ces derniers ont été recueillis ; les recherches de Müller-Thurgau, de Fischer, de

Lidforss, etc., ont, en effet, montré que les plantes renfermant de l'amidon, transforment ce dernier en sucres lorsqu'elles sont soumises à des basses températures, la modification contraire s'accomplissant lorsque les plantes ou parties de plantes sont transportées d'un lieu froid vers un endroit plus chaud. Des transformations analogues, dues à l'activité des diastases, sont également subies par d'autres composés hydrocarbonés, les glucosides, par exemple. Les corps qui m'ont occupé exclusivement dans ces recherches étant précisément les hydrates de carbone, il était nécessaire de se mettre à l'abri de ces causes d'erreur et d'éviter toute transformation pouvant survenir dans la nature des composés hydrocarbonés après la récolte des matériaux d'étude.

Pour les mêmes raisons, et aussi pour se soustraire aux causes d'erreur qui peuvent résulter de la localisation et de l'état différent des hydrates de carbone aux diverses heures de la journée, les feuilles rouges et vertes qui devaient être comparées étaient récoltées, soit le même jour et à la même heure, soit à quelques jours d'intervalle mais toujours à la même heure ; le moment de la récolte a été fixé d'une manière uniforme à cinq heures du soir.

Immédiatement après leur récolte, les feuilles divisées en fragments sont donc reçues dans un ballon renfermant 500 centimètres cubes d'alcool à 95° bouillant, additionné de 1 gramme de carbonate de chaux. Cette substance est ajoutée dans le but de saturer les acides contenus dans les feuilles et d'empêcher la décomposition de certains composés hydrocarbonés dont l'hydrolyse est possible en présence de composés acides et à la température de l'ébullition de l'alcool.

Après ce traitement, les fragments de feuilles sont séparés du liquide alcoolique ; ce dernier est distillé dans le vide, à basse température, et le résidu obtenu, réuni aux feuilles dont il provient, est placé dans un flacon à tare.

B. — Dessiccation des feuilles.

La dessiccation est commencée dans le vide, en présence d'acide sulfurique anhydre ; les flacons à tare sont placés dans un dessiccateur dans lequel on fait le vide ; on les y maintient pendant

deux jours. On porte ensuite la température à 40° et on continue la dessiccation dans ces nouvelles conditions pendant deux jours encore. Enfin l'opération est terminée à l'air libre; les flacons à tare sont retirés du dessiccateur et placés dans une étuve dont la température est portée progressivement jusqu'à 110°.

Les hautes températures sont surtout nuisibles au début de la dessiccation, lorsque les organes sont gorgés d'eau; aussi l'emploi du vide sulfurique à la température ordinaire est-il nécessaire dans cette partie de l'opération; lorsque la presque totalité de l'eau a été ensuite enlevée par le vide sulfurique à 40°, l'emploi des hautes températures ne peut apporter que de faibles modifications dans la composition chimique des plantes; on peut donc terminer la dessiccation à 110° jusqu'à obtention d'un poids constant. Après avoir déduit du poids de la substance sèche contenue dans chaque flacon, le poids du carbonate de chaux qui lui a été ajouté, c'est-à-dire 1 gramme, on obtient la teneur en poids sec de 100 grammes de feuilles fraîches.

C. — Épuisement des organes.

La substance sèche est ensuite réduite en poudre très fine et traitée par l'éther anhydre dans le but d'éliminer les corps gras qui gèneraient les épuisements ultérieurs. Le liquide éthéré est distillé dans le vide et le résidu, pouvant contenir certains glucosides solubles dans l'éther, est conservé pour être ajouté au liquide alcoolique obtenu dans la suite et renfermant les composés glucosidiques.

La poudre est alors prête pour l'extraction des diverses substances sur lesquelles doivent porter les dosages : la marche suivie pour la séparation des différents composés hydrocarbonés est la suivante :

1° L'épuisement à l'aide de l'alcool à 95° à froid, permet d'isoler la totalité des sucres; en même temps la plus grande partie des composés glucosidiques est également entraînée (1).

(1) Il est nécessaire de préciser la signification du terme *glucoside* auquel on a souvent attribué des sens différents; nous l'employons ici pour désigner les principes immédiats qui, par dédoublement sous l'action d'un acide, de l'eau à 200°, ou encore d'une diastase spéciale, fournissent une matière sucrée à côté d'autres substances appartenant le plus souvent à la série aromatique.

Dans le liquide, le dosage des sucres totaux est opéré après hydrolyse des sucres non réducteurs au moyen de l'invertine, et celui des glucosides, après hydrolyse en présence d'un acide.

2° Le résidu du traitement par l'alcool est ensuite épuisé à l'aide de l'eau distillée froide, ce qui permet d'isoler les dextrines et les glucosides solubles dans l'eau. Dans le liquide obtenu, ces derniers sont éliminés à l'aide de l'acétate de plomb et les dextrines sont dosées à l'état de sucres réducteurs après hydrolyse au moyen d'un acide.

3° Le nouveau résidu est épuisé à l'autoclave à 115° par l'acide chlorhydrique à 10 p. 100, qui transforme en sucres réducteurs les composés hydrocarbonés insolubles tels que l'amidon et les celluloses facilement hydrolysables. Ces deux groupes de corps sont dosés en bloc ; on sait que les celluloses de petite molécule se comportent comme des substances de réserve et prennent part, comme l'amidon, à la nutrition des plantes ; d'autre part, elles ne jouent, comme ce dernier, aucun rôle direct dans la pression osmotique du suc cellulaire ; on peut donc se contenter de les doser avec l'amidon, la détermination de la proportion respective de chacune des deux séries de substances n'ayant aucun intérêt pour le sujet qui nous occupe.

Les différentes phases de cette méthode d'analyse exigent quelques explications détaillées. Les divisions que l'on a l'habitude d'admettre dans le groupe des substances hydrocarbonées et surtout dans celui des hydrocarbones facilement saccharifiables sont très conventionnelles et ne reposent que bien rarement sur des distinctions d'ordre chimique ; de même, la nature des sucres mis en liberté dans l'hydrolyse de chacun de ces corps : glucosides, gommes, mucilages, amidons, celluloses facilement saccharifiables, etc., ne permet pas de les classer ; l'exposé détaillé des méthodes employées pour dédoubler ces complexes organiques et pour doser les sucres réducteurs auxquels ils donnent naissance est donc d'une grande importance, les noms que l'on peut donner aux différents mélanges sur lesquels portent les analyses n'ayant qu'une signification peu précise ; aussi m'arrêterai-je assez longuement sur le détail des opérations effectuées. Si nous ne connaissons pas

exactement chacune des espèces chimiques hydrocarbonées, à plus forte raison ne possédons-nous pas de méthode générale permettant de les isoler et de les doser dans les mélanges complexes qui les renferment. C'est ainsi que les procédés de dosage varient avec chaque auteur et avec le but poursuivi. Les résultats obtenus dans les diverses recherches ne peuvent donc être comparés qu'autant que l'on connaît d'une manière exacte les méthodes de séparation et de dosage employées dans chaque cas.

D. — Extraction et dosage des sucres.

La poudre préalablement épuisée par l'éther est, comme nous l'avons dit, traitée à froid par 500 centimètres cubes d'alcool à 95°; on laisse en contact pendant trois jours en agitant fréquemment. L'alcool est ensuite décanté et le résidu est repris une seconde puis une troisième fois de la même manière. Les liquides alcooliques, formant un volume total de 1500 centimètres cubes, sont réunis, filtrés et évaporés dans le vide au bain-marie, à basse température, jusqu'à réduction à un volume de 70 centimètres cubes environ. La poudre épuisée est conservée pour un traitement ultérieur.

Le résidu provenant de la distillation de l'alcool est ramené à un volume de 100 centimètres cubes par addition d'eau thymolée; il renferme les sucres réducteurs, les sucres non réducteurs et les glucosides solubles dans l'alcool. Il ne m'a pas paru nécessaire de doser isolément les sucres réducteurs et non réducteurs, aussi le dosage a-t-il été opéré sur la totalité des sucres après hydrolyse des sucres non réducteurs au moyen de l'invertine. Ce dernier ferment est préparé par le procédé indiqué par Bourquelot (1) : « on agite de la levure, fraîchement préparée, dans de l'alcool à 95°, on laisse reposer une demi-heure, on essore à la trompe et on fait sécher rapidement à l'étuve à 30°. En triturant 1 gramme de produit sec dans 100 centimètres cubes d'eau distillée saturée de thymol et en

(1) Em. Bourquelot, *Recherche, dans les végétaux, du sucre de canne à l'aide de l'invertine et des glucosides à l'aide de l'émulsine* (Journ. de Pharm. et de Chim., t. II, 1901, p. 481).

filtrant, on a une solution très active, qui se conserve au delà d'une semaine ».

Les 100 centimètres cubes de liquide renfermant l'ensemble des sucres et des glucosides sont donc additionnés de 1 gramme d'invertine et placés à l'étuve à 30 degrés. Après trois jours, l'inversion est généralement complète, mais pour plus de sûreté les liquides sont maintenus pendant quatre jours à l'étuve. La liqueur obtenue est ensuite ramenée au volume initial de 100 centimètres cubes et divisée en deux parties égales de 50 centimètres cubes chacune. L'une des parts sert au dosage des glucosides solubles dans l'alcool; l'autre au dosage des sucres. Cette dernière est déféquée à l'aide de la solution d'acétate neutre de plomb préparée selon la formule de Courtonne; l'acétate basique de plomb ne peut être utilisé, car la précipitation ultérieure du plomb entraîne une partie des sucres et fausse ainsi les résultats; au contraire l'acétate de plomb rigoureusement neutre ne présente pas cet inconvénient. Cinq centimètres cubes de liqueur de Courtonne sont donc ajoutés aux 50 centimètres cubes de liquide sucré et le précipité formé est isolé par filtration. Dans le filtrat, on précipite l'excès de plomb par addition de la quantité exactement nécessaire d'acide sulfurique à 20 p. 100; après séparation du sulfate de plomb formé, le liquide, qui doit avoir une réaction neutre, est amené à un volume de 100 centimètres cubes et le dosage des sucres réducteurs y est effectué.

Le procédé qui a été employé dans ces recherches, pour doser les sucres réducteurs, est celui qui a été indiqué par G. Bertrand (1); le principe en est le suivant :

Le liquide sucré est traité à chaud par une solution cuivrique. Le cuivre, précipité à l'état d'oxydule, est repris par une solution acide de sulfate ferrique; l'oxydule se dissout à l'état de sulfate de cuivre, tandis qu'une proportion correspondante de sel ferrique passe à l'état de se lferreux. On dose ce dernier avec une solution de permanganate de potasse et l'on peut, au moyen des tables dressées par Bertrand, calculer la quantité de cuivre qui a été précipitée et la proportion de sucre correspondante.

Le dosage portant sur 20 centimètres cubes de liquide sucré, et

(1) G. Bertrand, *Le dosage des sucres réducteurs* (Bull. des Sciences pharmacologiques, t. XIV, p. 7, 1907).

les 100 centimètres cubes de liqueur sur lesquels on opère, représentant la moitié de la solution qui renferme la totalité des sucres contenus dans les feuilles employées, il suffit de multiplier le nombre obtenu par 10 pour connaître la proportion de sucres, exprimés en glucose, contenus dans 100 grammes de feuilles fraîches.

Les liquides sur lesquels on opère peuvent renfermer, à côté du glucose, d'autres sucres tels que le lévulose, le maltose, etc., qui, à poids égaux, ne réduisent pas des quantités égales de cuivre. J'ai cependant toujours exprimé les résultats comme si j'avais affaire au glucose seul. Ce sucre, en effet, constitue avec le lévulose la plus grande partie des composés réducteurs contenus dans les liquides ; en outre, le pouvoir réducteur du lévulose est presque identique à celui du glucose ; enfin les dosages sont comparatifs ; pour ces différentes raisons l'erreur qui peut résulter de cette manière d'exprimer les résultats devient extrêmement faible.

E. — Extraction et dosage des glucosides.

Le dosage des glucosides comprend deux parties. 1° Dosage des glucosides solubles dans l'alcool ; 2° dosage des glucosides insolubles dans l'alcool mais solubles dans l'eau.

a) *Glucosides solubles dans l'alcool.* — L'épuisement des feuilles par l'alcool à 95°, dissout avec les sucres la plupart des glucosides contenus dans ces organes ; on effectue le dosage de ces corps sur les 50 centimètres cubes de liquide déjà traités par l'invertine et conservés dans ce but. Le résidu de l'épuisement par l'éther pouvant également contenir des composés glucosidiques, on le traite par 20 centimètres cubes d'alcool bouillant, on divise la solution en deux parties égales et l'une des parts est ajoutée aux 50 centimètres cubes de liquide traité par l'invertine et renfermant les glucosides solubles dans l'alcool. Le mélange est additionné de 2 centimètres cubes d'acide sulfurique pur et porté à l'autoclave à 120° pendant une heure. Dans ces conditions les composés glucosidiques sont hydrolysés ; la liqueur est neutralisée exactement par une solution de soude caustique à 20 p. 100 et l'on ramène à un volume de 100 centimètres cubes par addition d'eau distillée. On est alors en présence d'un liquide

qui renferme, à côté de sucres réducteurs et non réducteurs hydrolysés, ceux qui se sont formés dans le dédoublement de *la moitié* des glucosides renfermés dans 100 grammes de feuilles fraîches. L'ensemble des sucres réducteurs a été dosé comme il a été indiqué précédemment; la proportion de sucres contenus dans les 20 centimètres cubes de liquide employés dans le dosage, multipliée par 10, représente la totalité des sucres réducteurs provenant de l'hydrolyse des hydrates de carbone solubles dans l'alcool et contenus dans les 100 grammes de feuilles fraîches. En retranchant du nombre trouvé le poids des sucres réducteurs obtenus après hydrolyse au moyen de l'invertine, on obtient la proportion des sucres correspondant aux glucosides solubles dans l'alcool.

b) *Glucosides solubles dans l'eau.* — La plupart des glucosides sont solubles dans l'éther ou dans l'alcool et les épuisements successifs par ces deux solvants ont enlevé, pour la plupart des plantes, la presque totalité de ces composés; cependant certains glucosides sont plus solubles dans l'eau que dans l'alcool et une partie de ces derniers a pu échapper aux précédents épuisements; le traitement par l'eau nous permet de les isoler.

Le résidu du traitement des feuilles par l'alcool est donc mis à macérer dans 500 centimètres cubes d'eau distillée ; on laisse en contact pendant deux jours en agitant souvent, puis on décante le liquide aqueux et on répète cet épuisement une seconde, puis une troisième fois. Les liqueurs obtenues, formant un volume de 1500 centimètres cubes, sont réunies et filtrées ; le résidu restant sur le filtre est conservé pour le dosage des hydrates de carbone insolubles. Le liquide filtré est concentré dans le vide jusqu'à un volume de 50 centimètres cubes environ ; il renferme, à côté des dextrines, les traces de glucosides qui ont échappé aux épuisements éthérés et alcooliques. Ces composés sont précipités par addition de 5 centimètres cubes de liqueur de Courtonne. On laisse reposer pendant une journée, on filtre ; le précipité renferme, à l'état de combinaisons plombiques, les glucosides précipitables par l'acétate neutre de plomb ; le filtrat, qui contient les dextrines, est conservé pour le dosage de ces corps. En réalité, il peut encore exister des traces de glucosides dans le liquide filtré, car certains de ces composés, insolubles dans

l'éther et l'alcool mais solubles dans l'eau, ne précipitent pas par l'acétate neutre de plomb ; ils seront donc dédoublés en même temps que les dextrines et dans les résultats de nos dosages ils se trouveront compris avec ces corps; mais leur proportion étant extrêmement faible, et les analyses étant comparatives, l'erreur due à cette cause est négligeable.

Le précipité plombique de glucosides est lavé à l'eau distillée, mis en suspension dans 50 centimètres cubes d'eau additionnée de 2 centimètres cubes d'acide sulfurique et maintenu à l'autoclave pendant une heure à la température de 120° pour opérer l'hydrolyse des glucosides. Après ce traitement, la liqueur est neutralisée par l'addition de soude à 20 p. 100 puis est étendue jusqu'à un volume de 100 centimètres cubes. Les sucres réducteurs sont dosés par le procédé habituel, et la quantité de ces derniers, contenue dans les 20 centimètres cubes de liquide utilisé, est multipliée par 5. On obtient ainsi la proportion de sucres réducteurs correspondant aux glucosides contenus dans les 100 grammes de feuilles fraîches et n'ayant pas été entraînés par les épuisements à l'aide de l'éther et de l'alcool.

Dans les résultats exposés plus loin, les nombres qui correspondent aux glucosides expriment, en glucose, la somme des sucres réducteurs qui se sont formés dans l'hydrolyse de *tous* les composés glucosidiques ; il nous a paru peu intéressant, dans l'exposé des résultats, de séparer les glucosides qui sont solubles dans l'éther et l'alcool de ceux qui se dissolvent dans l'eau.

F. — Extraction et dosage des dextrines.

Le liquide aqueux obtenu dans l'opération précédente après séparation du précipité plombique de glucosides solubles dans l'eau, renferme les dextrines.

On l'additionne d'une solution d'acide sulfurique à 20 p. 100, en quantité exactement nécessaire pour précipiter l'excès de sel de plomb employé ; le précipité de sulfate de plomb est lavé avec quelques centimètres cubes d'eau distillée ; l'eau de lavage est ajoutée au filtrat avec 2 grammes d'acide sulfurique pur et le tout est porté à l'autoclave à 120° pendant une heure. Après refroidissement, le liquide est neutralisé au moyen d'une solution

de soude à 20 p. 100, puis étendu de manière à obtenir 100 centimètres cubes de liqueur.

Les sucres réducteurs formés dans l'hydrolyse des dextrines sont ensuite dosés; le nombre qui exprime la quantité de ces composés, contenue dans les 20 centimètres cubes de liqueur servant à l'analyse, est multiplié par 5, et l'on obtient ainsi la proportion de sucres réducteurs correspondant aux dextrines que contiennent 100 grammes de feuilles fraîches.

G. — Dosage des hydrades de carbone insolubles et facilement hydrolysables.

La technique utilisée pour le dosage de ces composés est, à peu de chose près, celle qui a été employée par Leclerc du Sablon (1) dans ses recherches sur les matières de réserve des arbres.

La poudre épuisée successivement par l'éther, l'alcool et l'eau est traitée par 250 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 10 p. 100; on chauffe à l'autoclave à 115° pendant une heure.

Après complet refroidissement, le résidu insoluble est séparé du liquide acide et traité une seconde fois d'une manière identique. Les liquides filtrés sont réunis, neutralisés par une solution de soude à 20 p. 100 et concentrés dans le vide jusqu'à réduction à un volume de 200 centimètres cubes. Les sucres réducteurs formés sont ensuite dosés ; la proportion contenue dans les 20 centimètres cubes de liquide employés dans l'analyse, multipliée par 10 exprime, en glucose, la quantité de sucres réducteurs correspondant aux composés hydrocarbonés insolubles et facilement hydrolysables contenus dans 100 grammes de feuilles fraîches.

Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, la méthode dont je viens d'exposer en détail les différentes parties ne permet pas de déterminer le poids même des divers composés hydrocarbonés contenus dans les feuilles analysées ; elle donne les quantités de sucres réducteurs correspondant aux différents groupes de

(1) Leclerc du Sablon, *Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres* (Rev. gén. de Bot., t. XVI, 1904, p. 341).

ces composés. Lorsqu'il s'agit de recherches comparatives, comme c'est le cas ici, cette donnée est suffisante.

Pour éviter les erreurs qui pourraient résulter d'épuisements plus ou moins prolongés ou de différences existant dans les temps et les températures d'hydrolyse, les diverses opérations ont toujours été effectuées en même temps et aux mêmes températures pour les feuilles rouges et les feuilles vertes appartenant à une même plante.

Dans l'exposé ci-dessous, *les nombres qui correspondent aux différents groupes de composés hydrocarbonés expriment, en glucose et pour 100 grammes de feuilles séchées à 110°, la quantité de sucres réducteurs fournis par ces composés pendant l'hydrolyse.*

III. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS.

A. — Production d'anthocyane a la lumière. (*Ampelopsis hederacea.*)

Les feuilles sur lesquelles ont porté les dosages ont été recueillies sur un pied d'*Ampelopsis hederacea* dont certaines branches se dressaient contre un mur exposé au sud-est et recevaient la lumière directe, tandis que d'autres se trouvaient soumises à un éclairement moins intense. Les rameaux très éclairés portaient, au mois d'Août, des feuilles fortement colorées en rouge, tandis que ceux qui étaient protégés contre la lumière directe ne présentaient que des feuilles vertes. La récolte des organes destinés à l'analyse, a été faite le 5 Août ; les feuilles rouges avaient presque atteint, à ce moment, leur maximum de coloration ; les organes rouges et verts ont été cueillis en même temps et sur le même individu. Dans les tableaux qui suivront nous donnerons les résultats relatifs : 1° aux hydrates de carbone solubles dans le suc cellulaire, en distinguant à part les sucres, les dextrines et les glucosides ; 2° aux hydrates de carbone insolubles considérés en bloc.

PRODUCTION D'ANTHOCYANE à la lumière.		HYDRATES DE CARBONE solubles.			Hydrates de carbone insolubles.	Hydrates de carbone totaux.
		Sucres.	Dextrines.	Glucosides		
Ampelopsis hederacea.	Feuilles vertes.	0,74	2,78	2,43	2.42	8,37
	Feuilles rouges.	0,98	1,88	2,79	5,02	10,67

Ces nombres nous montrent que, pour ce qui est relatif aux hydrates de carbone solubles, les feuilles rouges renferment une plus grande proportion de sucres et de glucosides que les feuilles vertes. Elles contiennent, au contraire, une plus faible quantite de dextrines. Quant aux hydrates de carbone insolubles (amidon et celluloses facilement saccharifiables), ils existent en proportion beaucoup plus grande dans les organes rouges.

La teneur en hydrates de carbone totaux est plus grande chez les feuilles rouges que chez les feuilles vertes. Cette accumulation dans les premières peut s'expliquer par l'activité des phénomènes de synthèse qui est plus grande avec un éclairement intense. L'accumulation porte sur tous les groupes de composés hydrocarbonés, sauf sur les dextrines qui sont en moindre proportion dans les feuilles rouges.

On peut rapprocher de ces résultats, ceux qui ont été obtenus par Rivière et Bailhache (1) dans l'analyse de certains fruits. Les Poires et les Pommes développent de l'anthocyane dans leurs régions superficielles les plus éclairées; d'autre part, les points colorés en rouge correspondent à des parties internes plus succulentes. En dosant les sucres et les acides dans les tissus correspondant, chez un même fruit, aux régions rouges et aux régions vertes superficielles, les auteurs ont constaté que, pour plusieurs variétés de Poires et pour le Raisin, les tissus recouverts d'un épiderme coloré en rouge par suite d'un éclairement intense sont beaucoup plus riches en sucres et renferment moins d'acides que ceux qui sont recouverts par un épiderme non coloré

(1) Rivière, G. et G. Bailhache, *De l'influence de la lumière directe sur la composition chimique des fruits* (Journal de la Société nationale d'Horticulture de France, 4e série, t. IX, p. 627-630, 1908).

B. — Rougissement automnal. (*Rosa canina, Sorbus latifolia, Mahonia Aquifolium.*)

Les feuilles de ces trois plantes ont développé de l'anthocyane dans leurs tissus à l'époque des premières gelées d'automne, en Octobre.

Les feuilles vertes ont été récoltées à trois reprises successives, avant l'époque du rougissement, dans le courant du mois d'Octobre ; le dernier lot, récolté le 19 Octobre, quelques jours avant l'apparition des premières feuilles rouges, a fait seul l'objet d'analyses ultérieures. Les organes rouges ont été cueillis le 29 Octobre, au moment où l'anthocyane s'était déjà développée dans la plupart des feuilles ; dix jours seulement s'étaient donc écoulés entre les deux récoltes.

Les dosages ont été effectués sur ces deux lots d'organes et ont fourni les résultats suivants :

ROUGISSEMENT AUTOMNAL.		HYDRATES DE CARBONE solubles.			Hydrates de carbone insolubles.	Hydrates de carbone totaux.
		Sucres.	Dextrines.	Glucosides		
Rosa canina....	Feuilles vertes..	2,42	1,30	8,22	9,72	21,66
	— rouges.	2,64	1,23	8,24	5,33	17,44
Sorbus latifolia.	Feuilles vertes .	0,71	1,15	2,20	11,99	16,05
	— rouges.	0,80	1,07	2,52	1,20	5,59
Mahonia Aquifolium........	Feuilles vertes..	0,57	0,80	3,41	2,38	7,16
	— rouges.	1,30	0,60	4,30	8,78	14,98

Les variations que subissent les hydrates de carbone dissous dans le suc cellulaire, au cours du rougissement provoqué par les basses températures automnales, sont de même ordre que celles qui ont été observées pour la production de l'anthocyane sous l'influence d'un éclairement intense. La quantité de sucres et de glucosides est plus grande dans les feuilles rouges que dans les feuilles vertes, tandis que la teneur en dextrines est moindre dans les premières que dans les secondes.

Les hydrates de carbone insolubles évoluent de manières différentes suivant que l'on a affaire à des feuilles caduques ou à des feuilles persistantes. Leur proportion diminue rapidement au cours du rougissement chez le Rosa *et le* Sorbus *dont les feuilles*

sont caduques, tandis qu'au contraire leur quantité augmente d'une manière importante chez le Mahonia *dont les feuilles sont persistantes.*

Enfin tandis que la masse totale des composés hydrocarbonés diminue pendant le rougissement, chez les plantes à feuilles caduques, elle augmente considérablement chez les arbustes à feuilles persistantes.

Les résultats relatifs aux hydrates de carbone solubles confirment les hypothèses formulées par Overton au sujet du rougissement automnal et du développement de l'anthocyane sous l'influence du froid. L'abaissement de température provoque, en effet, la transformation de l'amidon en sucre; d'autre part, il entrave les phénomènes de migration et détermine, pour ces deux raisons, l'accumulation des hydrates de carbone solubles dans les feuilles; aussi voit-on les sucres et les glucosides s'accumuler dans ces organes dès que surviennent les premières gelées d'automne; l'apparition de l'anthocyane, qui se produit en même temps, semble bien être en relation avec cette accumulation.

Quant aux hydrates de carbone insolubles, il est intéressant de remarquer que leur proportion varie de manières absolument contraires au cours du rougissement suivant les plantes que l'on envisage. Chez le *Sorbus latifolia* qui est une plante à feuilles caduques, la proportion d'hydrates de carbone insolubles tombe au dixième de sa valeur initiale, tandis que chez le *Mahonia Aquifolium*, dont les feuilles sont persistantes, cette proportion devient quatre fois plus grande. Les conditions extérieures, température, éclairement, etc., étant les mêmes de part et d'autre, il semble logique d'admettre que dans le second cas, la feuille joue le rôle d'un organe de réserve dans lequel les composés hydrocarbonés s'accumulent à l'état insoluble pour être utilisés au printemps. Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Leclerc du Sablon (1) pour les feuilles persistantes du Chêne, du Pin d'Autriche et du Fusain du Japon; chez ces trois plantes l'auteur a constaté, dans les feuilles, une accumulation de composés hydrocarbonés qui atteint son maximum en Mars, c'est-à-dire à la fin de l'hiver.

(1) Leclerc du Sablon, *Loc. cit.*, t. XVIII, p. 18.

C. — Production d'anthocyane a la suite de décortications annulaires. (*Spiræa paniculata.*)

J'ai précédemment exposé (1) les résultats d'observations faites sur des rameaux de *Spiræa paniculata* ayant subi des décortications annulaires, et chez lesquels les feuilles insérées au-dessus des points décortiqués s'étaient très fortement colorées en rouge. J'ai comparé la composition des feuilles rouges à celle des feuilles vertes du même individu ; pour cela des organes rouges ont été recueillis sur les rameaux décortiqués et des feuilles vertes ont été récoltées le même jour, sur des rameaux voisins, de même taille, mais n'ayant subi aucune incision.

Le dosage des différents groupes de composés hydrocarbonés a donné les résultats suivants :

PRODUCTION D'ANTHOCYANE à la suite de décortications annulaires.		HYDRATES DE CARBONE solubles.			Hydrates de carbone insolubles	Hydrates de carbone totaux.
		Sucres.	Dextrines.	Glucosides		
Spiræa paniculata........	Feuilles vertes...	2,21	1,01	1,64	10,75	15,62
	— rouges..	4,26	0,92	6,15	26,58	37,91

Dans les feuilles chez lesquelles l'anthocyane s'est développée à la suite d'une décortication annulaire de la tige, les sucres et les glucosides sont en beaucoup plus grande quantité que dans les feuilles vertes normales; par contre, ces dernières renferment plus de dextrines.

La teneur en hydrates de carbone insolubles, chez les feuilles rouges, est deux fois et demie plus grande que dans les feuilles vertes.

Enfin si l'on considère l'ensemble des composés hydrocarbonés, on voit qu'il y a eu, dans les feuilles ayant rougi à la suite de décortications annulaires, une accumulation considérable de ces substances.

Leclerc du Sablon (2) avait déjà montré qu'à la suite de décortications annulaires, des quantités assez considérables de

(1) R. Combes, *Loc. cit.*
(2) Leclerc du Sablon, *Loc. cit.*, t. XVIII, p. 82.

composés hydrocarbonés s'accumulent dans les parties supérieures des rameaux décortiqués. Les résultats précédents montrent que l'accumulation qui se produit dans les feuilles, intéresse aussi bien les composés hydrocarbonés dissous dans le suc cellulaire que ceux qui sont insolubles ; seules les dextrines évoluent d'une manière différente et leur proportion est moindre dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués que dans les feuills vertes des tiges normales.

IV. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Nous avons vu que les travaux d'Overton et de Molliard ont mis en évidence l'existence de relations étroites entre la production de l'anthocyane chez les végétaux cultivés en solutions sucrées et l'accumulation dans leurs tissus de sucres provenant du milieu de culture artificiel. Les recherches que je viens d'exposer montrent que, dans la nature, la production du pigment rouge, provoquée par des causes diverses, est également accompagnée, dans tous les cas, d'une accumulation, dans les organes pigmentés, de composés hydrocarbonés solubles.

Quelles que soient les causes qui déterminent l'apparition de l'anthocyane, les analyses mettent toujours en évidence, dans les feuilles rouges, des quantités de sucres et de glucosides plus considérables que celles qui sont contenues dans les feuilles vertes du même individu.

On trouve aussi, dans tousles cas, que la teneur en dextrines est moindre dans les organes rouges que dans les organes verts.

Les composés hydrocarbonés insolubles se comportent de manières différentes suivant les causes qui provoquent le rougissement. Lorsque la formation d'anthocyane a été déterminée par un éclairement intense ou par l'existence de décortications annulaires, les matières hydrocarbonées insolubles se trouvent en plus grande quantité dans les feuilles rouges que dans les feuilles vertes n'ayant pas été soumises à ces diverses conditions. Dans le rougissement provoqué par les premières gelées automnales, les variations éprouvées par les hydrates de carbone insolubles ont lieu dans des sens différents : tandis que ces composés diminuent au cours de la production de l'anthocyane

chez les feuilles caduques, on les voit s'accumuler au contraire en abondance dans les feuilles persistantes.

Les sucres et les glucosides d'une part, les dextrines d'autre part, subissent donc, au cours du rougissement, des variations qui sont toujours les mêmes pour chacun de ces groupes de corps, quelles que soient les causes extérieures qui interviennent pour provoquer l'apparition du pigment rouge. Par conséquent, il est permis de conclure qu'il existe une étroite relation entre la formation de l'anthocyane, développée sous des influences naturelles, et l'augmentation de la proportion des sucres et des glucosides dans le suc cellulaire des organes rougissant; cette augmentation est accompagnée de la diminution de la quantité des dextrines.

Les composés hydrocarbonés insolubles variant dans des sens différents, au cours du rougissement, suivant les causes qui ont déterminé le phénomène, on peut en conclure que ces substances n'interviennent pas, tout au moins d'une manière directe, dans la formation du pigment rouge.

Les relations existant entre le rougissement naturel ou artificiel et l'accumulation de composés hydrocarbonés solubles étant mises en évidence, on est conduit à se demander comment les sucres et les glucosides interviennent dans la production de l'anthocyane. Ces composés prennent-ils une part directe à la constitution du pigment, ainsi que le suppose Overton, ou bien n'interviennent-ils que d'une manière indirecte, en modifiant, par exemple, la nature et l'intensité des échanges respiratoires?

Les expériences de Palladine ont conduit cet auteur à admettre que l'anthocyane résulte de l'oxydation de chromogènes existant dans les tissus avant l'apparition du pigment. Cette opinion a trouvé un sérieux appui dans les recherches de Molliard qui ont montré que le pigment rouge ne peut se développer qu'en présence de l'oxygène. Dans un travail antérieur, ce physiologiste a d'autre part comparé les échanges respiratoires chez des plantes cultivées, les unes en solutions exemptes de sucres et les autres dans des milieux renfermant 5 à 10 p. 100 de glucose. Il a constaté que les échanges sont beaucoup plus intenses dans les dernières; le volume d'acide carbonique dégagé

est d'autant plus grand que la concentration du milieu en sucre est plus forte. Cette augmentation de l'intensité des phénomènes respiratoires, observée chez des plantes dont les organes se sont enrichis de composés sucrés provenant du milieu de culture, doit également avoir lieu lorsque ces substances s'accumulent naturellement dans le suc cellulaire sous l'influence de causes diverses telles que celles que nous avons envisagées : augmentation de l'éclairement, abaissement de la température, existence de décortications annulaires. La nécessité de la présence de l'oxygène, l'augmentation d'intensité des phénomènes respiratoires au cours du rougissement sont de solides bases à la théorie de l'oxydation ; les observations de Buscalioni et Polacci, de Laborde et de Mirande sur le rôle joué par les oxydases au cours de la production du pigment rouge, lui apportent encore plus de vraisemblance ; il resterait, ainsi que je l'ai dit plus haut, à étudier la nature même des échanges respiratoires qui s'effectuent pendant le rougissement ; la comparaison des quantités respectives d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé donnerait d'utiles indications sur les transformations chimiques qui s'opèrent au cours de ce phénomène.

Pour la plupart des partisans de la théorie de l'oxydation, l'oxygène se porte sur des chromogènes qui présentent le plus souvent les réactions des tannins et préexistent dans les cellules.

Les analyses dont j'ai exposé ici les résultats montrent que, dans les feuilles rouges, la proportion des glucosides augmente, au cours de la formation de l'anthocyane, en même temps que celle des sucres; or on considère les pigments rouges comme des composés glucosidiques ; cette opinion, soutenue depuis longtemps par plusieurs auteurs, a reçu une récente vérification par les recherches de Leopold von Portheim et Emil Scholl (1) qui ont pu isoler par dialyse plusieurs anthocyanes et étudier leurs propriétés.

Puisque la formation de l'anthocyane, composé de nature glucosidique, est corrélative d'une augmentation des glucosides totaux, il paraît logique de supposer que cette substance ne se forme pas

(1) Leopold von Portheim und Emil Scholl, *Untersuchungen über die Bildung und den Chemismus von Anthokyanen* (Berichte der Deutschen Bot. Gesell., H. 7, 1908, p. 480).

aux dépens de glucosides préexistants, mais qu'elle se constitue plutôt de toutes pièces, c'est à sa formation que doit être rapportée, au moins en partie, l'augmentation qui se produit dans l'ensemble des glucosides.

Cette opinion trouve d'ailleurs une vérification dans les recherches de Palladine sur la formation des « chromogènes » dans les feuilles de *Rumex* immergées, les unes dans des liquides non sucrés, les autres dans des solutions de saccharose. L'apparition du pigment rouge, dans ces dernières, est toujours accompagnée de l'augmentation dans la proportion des chromogènes. L'anthocyane étant elle-même un chromogène, et sa formation dans les organes coïncidant avec une augmentation dans l'ensemble de ces corps, *il semble logique d'attribuer cette augmentation à l'apparition même du pigment rouge et de considérer dès lors l'anthocyane, non pas comme dérivant de la modification de chromogènes existant déjà, mais comme se constituant de toutes pièces grâce à la présence de quantités importantes de sucres.*

En résumé, il semble qu'on puisse considérer la formation des anthocyanes, glucosides phénoliques caractérisés par leur vive coloration, comme provoquée par l'accumulation de composés sucrés ; l'apport actif de sucres augmente les échanges gazeux et paraît déterminer l'accélération des processus d'oxydation ; la production des glucosides devient plus considérable et les composés élaborés dans ces conditions sont, au moins en partie, des anthocyanes.

(*Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne.*)

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IX. — N° 6.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juillet 1909
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à IX de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies,	30 vol.	(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LES ARALIACÉES

Par RENÉ VIGUIER

INTRODUCTION

En publiant dans ce Recueil un Mémoire d'ensemble sur les Araliacées (1), j'ai seulement examiné la famille dans ses grandes lignes en m'interdisant d'étudier aucun des groupes d'espèces en détail. Après avoir constaté que la notion de genre était particulièrement arbitraire dans cette famille, si homogène qu'on peut la considérer à elle seule presque comme un grand genre, j'avais voulu essayer d'appliquer à la classification les caractères tirés de la structure et de préciser les affinités des espèces entre elles.

Dans sa belle monographie rédigée pour les *Pflanzenfamilien*, M. Harms a tenté de mettre un peu d'ordre dans le chaos d'espèces qui constituaient la famille. Les travaux si contradictoires de Seemann, Decaisne et Planchon, Bentham et Hooker, Baillon ne laissaient aucune certitude sur les caractères, effaçaient même la notion de genre. Ce travail, étant une mise au point remarquable des recherches antérieures, pouvait permettre à un botaniste non spécialiste de chercher à connaître les relations des espèces entre elles et surtout de savoir dans

(1) R. Viguier, Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées (*Ann. Sciences nat.*, *Bot.*, 9e série, t. IV, p. 1-210, 1906).

quel genre ranger une espèce nouvelle. Malgré tout, la monographie de M. Harms n'est qu'une vue d'ensemble, et en rédigeant mon précédent Mémoire j'ai pu voir qu'indépendamment de l'étude de la structure, il restait à examiner et à préciser de nombreux points de détail.

Je suis bien loin d'épuiser la question dans le présent travail. L'étude des Araliacées de l'Indo-Chine dont a bien voulu me charger M. Lecomte pour la publication de la *Flore générale de l'Indo-Chine* m'a amené à faire de nouvelles observations sur quelques genres, à examiner de nouveaux matériaux, à comparer entre elles un certain nombre d'espèces ; c'est le résultat de ces observations que je vais exposer ici.

I

ARALIA

1. Classification.

Le genre *Aralia* a déjà fait l'objet d'une étude monographique de M. Harms (1) qui a passé en revue toutes les espèces en indiquant leur synonymie. Je n'aurai donc qu'à entrer, pour ce genre, dans un petit nombre de détails.

M. Harms groupe les espèces en cinq sections :

1° *Nanæ*, avec l'*Aralia nudicaulis*, pourvue d'un fort rhizome avec une feuille développée.

2° *Anomalæ*, avec l'*Aralia Henryi* Harms, plante herbacée à tige courte à feuilles triternatiséquées et à inflorescence rappelant une cyme.

3° *Humiles*, avec les *Aralia humilis*, *A. brevifolia* March., *A. Regeliana* March., et *A. hispida* Mich., caractérisées par leurs inflorescences en panicules simples d'ombelles et souvent pourvues d'ombelles isolées à l'aisselle des feuilles supérieures.

4° *Genuinæ*, avec les *Aralia racemosa* L., *A. cordata* Thunb. et *A. cachemirica* Decne, arbrisseaux à grandes panicules d'ombelles et à feuilles sans folioles opposées aux nœuds du rachis.

5° *Arborescentes*, avec les *Aralia spinosa* L., *A. chinensis* L., *A. hypoleuca* Presl, *A. armata* Seem., *A. foliolosa* Seem., *A. Thomsonii* Seem, *A. malabarica* Bedd., *A. montana* Bl., *A. ferox* Miq., *A. urticæfolia* Bl., arbrisseaux à feuilles composées bi ou tripennées présentant à chaque ramification du pétiole principal deux grandes folioles opposées avec de grandes inflorescences terminales en grappes composées d'ombelles.

6° *Capituligeræ*, avec *Aralia javanica* Miq., et *A. dasyphylla* Miq., qui diffèrent des *Arborescentes* par leurs fleurs à pédoncules très courts, en capitules.

(1) H. Harms, Zur Kenntnis der Gattungen Aralia et Panax (*Engl. Jahrb.* XXIII, p. 1-23, 1897).

La section des *Arborescentes* est encore très confuse et mérite d'être examinée de près.

Les *Aralia spinosa* et *chinensis*, le premier de l'Amérique du Nord, le second de l'Asie orientale, ont été souvent réunis par les auteurs ; Harms considère ces deux espèces comme distinctes quoique très voisines (1). Les types décrits comme appartenant à ces deux espèces sont, en tout cas, très semblables par leurs inflorescences : l'axe principal, les axes secondaires, les pédoncules des ombelles et les pédicelles floraux sont couverts de poils serrés, denses ; les pédicelles floraux ont 5 à 6 millimètres de long ; les ramifications de l'inflorescence naissent à l'aisselle de bractées membraneuses glabres sur la face dorsale, ciliées seulement sur les bords.

Si les caractères de l'inflorescence sont communs, plusieurs types peuvent être distingués d'après l'appareil végétatif.

Un premier type est fourni par l'*Aralia chinensis* L. (*A. spinosa* var. *canescens* Fr. et Sav.) ; la plante est inerme ; elle a des folioles présentant un feutrage de poils mous sur la face inférieure du limbe et de petits poils raides, isolés, fixés tout le long des nervures tertiaires sur la face supérieure. Le limbe est ovale, moins de deux fois plus long que large (longueur 6-10 centimètres ; largeur 3,5-5 centimètres), aigu à l'extrémité, arrondi ou plus ou moins cordiforme à la base ; il est légèrement denté et présente 8 à 9 paires de nervures secondaires qui se bifurquent et s'anastomosent vers leur extrémité.

Un deuxième type est fourni par l'*Aralia Dimorphantha* Blume (*A. spinosa* var. *glabrescens* Fr. et Sav.) ; les folioles, beaucoup plus petites que celles de l'espèce précédente (longueur 2-3 centimètres ; largeur 1,5-2,5 centimètres) sont régulièrement et profondément dentées, acuminées ; les nervures secondaires au lieu de se recourber vers le sommet et de s'anastomoser chacune avec la nervure immédiatement supérieure, vont chacune se terminer dans une dent. Sur le pétiolule, à

(1) *A. chinensis* unterscheidet sich in die Mehrzahl ihrer Formen von *A. spinosa* durch kräftigeren Wuchs, grössere, breitere Blättchen, die unterseits, zerstreut oder dichter, bisweilen filzig behaart sind, durch geringere Ausbildung von Stacheln, oder vollständiges Fehlen derselben, durch grössere, reicher verzweigte, meist zu mehreren beisammen entspringende Rispen und kleinere Blüten. (Harms, *loc. cit.* p. 17 et 18).

l'insertion de chaque foliole se trouve un fort piquant droit et acéré, pouvant atteindre un centimètre de long ; des aiguillons plus petits se rencontrent également sur le pétiolule entre les insertions des folioles. Enfin, autre différence avec la plante précédente, le limbe ne présente pas un feutrage de poils mous sur la face inférieure, on y trouve seulement des poils raides, assez nombreux, parfois même de petits piquants. D'autres piquants s'observent sur la nervure médiane à la face supérieure qui porte également des poils raides.

Tous ces caractères se retrouvent, mais exagérés, dans l'*Aralia Dimorphantha* var. *horrida* de Blume ; les piquants situés à la base des folioles peuvent atteindre deux centimètres, presque la longueur de ces folioles.

Enfin un échantillon, déterminé *Dimorphanthus mandchuricus* Maximowicz par Decaisne, est inerme ; il présente les grandes folioles du premier type, mais le limbe est dépourvu de poils et la nervation est différente.

Ces trois types principaux constituent l'*Aralia chinensis* de Linné qu'il faut avoir soin de ne pas confondre avec l'*Aralia chinensis* de Blume (*A. dasyphylla* Miq.), qui a des folioles presque identiques à celles de l'espèce de Linné, mais dont les fleurs sont en capitule.

Je n'ai pu examiner qu'un nombre restreint d'échantillons américains formant l'*Aralia spinosa* de Linné. Les plantes que j'ai étudiées ont des folioles glabres, même sur les nervures qui portent seulement de rares et courts piquants ; le pétiole et ses divisions sont, suivant les variétés, inermes ou munis de piquants. La variété à folioles dentées et à pétiole épineux qui rappelle assez le deuxième type (*A. Dimorphantha*) de l'*A. chinensis*, en est pourtant assez différente par la nervation des folioles qui sont, en outre, glabres. Une variété inerme (*Plants of central Penins. Florida* collected by Geo. V. Nash, n° 1256) est bien caractérisée par ses folioles glabres avec un nombre restreint (4 ou 5 paires) de nervures secondaires qui sont fortement arquées et se rejoignent vers le bord du limbe. Tous les exemplaires d'*Aralia spinosa* que j'ai observés avaient en outre des sépales arrondis ou obtus au lieu d'être presque aigus comme dans les divers types d'*Aralia chinensis*.

L'*Aralia hypoleuca* Presl n'a pas, comme les espèces précédentes, l'inflorescence revêtue d'un feutrage de poils denses, mais celle-ci est pourtant velue; les fleurs, portées sur des pédoncules un peu plus longs, ont des sépales obtus ou arrondis, non aigus. Il est, de plus, caractérisé par ses folioles glabres et coriaces, qui sont plus de deux fois plus longues que larges, généralement ovales lancéolées.

Cette espèce a été récoltée par Cuming (nos 920-792) aux Philippines. Les deux échantillons de Cuming ne sont pas semblables; ainsi, le réseau des nervures tertiaires est imprimé en creux à la face supérieure du limbe dans un cas (n° 920), tandis que dans l'autre cas (n° 792) ce réseau est nettement saillant à la face supérieure. La forme des bractées de l'inflorescence est différente; dans le premier échantillon les bractées sont à peine plus longues que larges, tandis que dans le second, elles sont beaucoup plus longues que larges.

L'*Aralia armata* Seem. a des folioles allongées, généralement plus de trois fois plus longues que larges (longueur 7 à 9 centimètres, largeur 2 à 3 centimètres). Le limbe, acuminé, présente sur ses deux faces de petits poils raides piquants, situés sur les nervures. Les feuilles n'ont que de rares aiguillons placés assez régulièrement à chaque division du pétiole, qui est glabre; l'inflorescence est surtout caractérisée par la longueur des pédicelles floraux qui dépasse toujours un centimètre. Ces pédicelles floraux sont légèrement velus ainsi que les pédoncules des ombelles; l'axe principal d'inflorescence est glabre; les bractées sont caduques.

L'*Aralia foliolosa* Seem. a des folioles voisines comme forme de celles de l'*A. armata*, mais plus petites, coriaces, beaucoup moins régulièrement dentées et glabres, sauf sur la nervure principale et sur les nervures secondaires qui présentent de petits poils piquants peu visibles; le pétiole est couvert d'assez nombreux piquants. L'inflorescence est bien différente de celle de l'*Aralia armata*; les pédicelles floraux sont de moitié plus courts et parfaitement glabres; de plus, les bractées de l'inflorescence, assez coriaces, très allongées, sont persistantes.

L'*Aralia Thomsonii* Seem. se rapproche de l'*Aralia chinensis*

décrit plus haut, par ses folioles couvertes sur la face inférieure d'un abondant feutrage de poils mous ; la confusion entre les deux espèces n'est pourtant pas possible ; les divisions principales du pétiole de l'*Aralia Thomsonii* sont pourvues de nombreux petits aiguillons courts ; de plus, le pétiole et ses divisions sont revêtus de nombreux poils mous, très serrés. Le limbe est ovale lancéolé acuminé, trois fois plus long que large. Les bractées de l'inflorescence sont, ici, longues et très velues.

L'*Aralia montana* Bl. se distingue à première vue par l'abondance des aiguillons aigus recourbés, très rapprochés, qui couvrent le pétiole et toutes ses divisions et aussi par le développement des stipules. Les folioles ressemblent à celles de l'*Aralia armata*, mais sont cordées à la base et ont des dents plus accentuées ; de plus, les poils qui couvrent le limbe sont beaucoup plus longs et les nervures portent parfois de forts aiguillons. A cette espèce se rattache l'*Aralia laxiflora* Blume mss. (var. β *acutata* Miq.) à folioles plus finement dentées et longuement acuminées.

L'*Aralia ferox* Miq. présente de nombreux piquants sur le pétiole principal et ses divisions ; les folioles, irrégulièrement et à peine dentées, acuminées, sont arrondies à la base et, au plus, deux fois plus longues que larges. L'axe d'inflorescence est dépourvu de poils, mais porte çà et là des aiguillons ; les pédoncules floraux, qui peuvent atteindre un centimètre de long, sont glabres.

L'*Aralia urticæfolia* Bl. est une espèce bien caractérisée ; je n'ai pu examiner le pétiole principal ; les pétioles secondaires sont dépourvus de piquants ; ils portent, surtout aux points de division à l'insertion des pétioles tertiaires, de petits poils raides ; ces poils couvrent abondamment les pétiolules et se continuent sur les nervures primaires et secondaires et même sur le réseau ultime des folioles.

Le limbe de ces folioles est ovale, moins de deux fois plus long que large, arrondi à la base, acuminé au sommet ; il présente des dents régulières, elles-mêmes denticulées.

Les fleurs ont un pédicelle très court et fortement velu ainsi que le pédoncule des ombelles ; les bractées, bien développées, à peu près glabres, sont persistantes.

2. Caractères anatomiques.

Nous ne possédons jusqu'à présent aucun travail de détail sur les caractères de structure des espèces du genre *Aralia*; nous ne connaissons de l'anatomie de ce genre que quelques particularités signalées dans des travaux généraux. Je n'ai moi-même, dans mon précédent Mémoire, fait qu'insister sur la présence dans la moelle de la tige de faisceaux cribrovasculaires avec tubes criblés internes et vaisseaux externes. J'ai de plus signalé l'*Aralia ferox* comme constituant une exception remarquable, étant dépourvu de tels faisceaux médullaires aussi bien dans la tige feuillée que dans l'axe principal d'inflorescence. J'ai insisté sur la valeur de ce caractère, facile à observer, pour la classification.

Güssow (1) indique la présence d'un exoderme différencié (hypoderme) dans le limbe des *Aralia* et la localisation des canaux sécréteurs dans la nervure principale du limbe des *Aralia dasyphylla* et *Aralia humilis*. Je reviendrai plus loin sur les observations de cet auteur.

1. **Tige**. — L'*Aralia nudicaulis*, type de la section *Nanæ*, ne possède pas la structure que décrit M. Cedervall (2); il est probable que l'échantillon, que cet auteur tenait d'un jardin botanique, n'a pas été déterminé avec exactitude. J'ai examiné un échantillon de l'Herbier du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (Herb. Kew, coll. Dr Lyall, from Fort Colville to Rocky Mountains). La tige âgée présente un liège formé de cellules tabulaires très aplaties à parois légèrement lignifiées, colorables en rouge par la phloroglucine chlorhydrique. L'écorce, écrasée par les formations secondaires internes, montre un collenchyme constitué par un petit nombre d'assises de cellules. La région sous-jacente est pourvue de mâcles et de grands canaux sécréteurs. Il n'y a pas trace de fibres péricycliques. Dans le cylindre central, le liber est parcouru par de grands canaux sécréteurs;

(1) Güssow, Fritz, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Araliaceæ (*Inaug. Dissert.*, Breslau, 1900).

(2) Cedervall, Undersökningar öfver Araliaceernas stam (*Lunds Univers. Arskr.* XIV, 1878).

le bois secondaire est très riche en vaisseaux tandis que les fibres forment des îlots très réduits ; les rayons secondaires sont unisériés ou bisériés, formés de cellules allongées radialement.

La moelle, étroite, a un cercle très régulier de canaux sécréteurs périphériques, mais est dépourvue de faisceaux cribrovasculaires.

Dans la section *Humiles*, j'ai étudié les *Aralia humilis*, *Aralia pubescens* et *Aralia hispida*.

Les deux premières espèces ont une structure très voisine ; le liège, d'origine sous-épidermique, est bien différent de celui de l'*Aralia nudicaulis* ; il est en effet formé de cellules à parois très minces, allongées radialement.

Le collenchyme est formé d'une dizaine d'assises de cellules polygonales à parois épaisses. L'écorce parenchymateuse sous-jacente est particulièrement épaisse dans l'*Aralia pubescens* et ne possède de canaux sécréteurs, probablement d'origine péricyclique, que dans sa partie profonde. Le péricycle différencie des arcs fibreux épais ; le liber secondaire est pourvu de canaux sécréteurs ; dans le bois secondaire, les fibres sont beaucoup plus abondantes que dans le bois de l'*Aralia nudicaulis* et les vaisseaux sont disposés suivant des files radiales. La moelle, dont les cellules ont perdu très tôt leur contenu, a des canaux sécréteurs irrégulièrement disposés vers la périphérie et est dépourvue de faisceaux cribrovasculaires.

L'*Aralia hispida* est, comme les précédents, dépourvu de faisceaux cribrovasculaires médullaires mais, pourtant, présente des caractères particuliers très nets. Le liège ressemble à celui de l'*Aralia pubescens* et de l'*Aralia humilis* ; il est formé d'éléments à parois très minces.

Le collenchyme forme une couche continue de trois ou quatre assises de cellules à parois également épaissies sur toute les faces. Le parenchyme sous-jacent peu épais contient d'assez nombreuses mâcles. Le péricycle différencie de place en place des îlots de fibres très espacés. Ces îlots, en forme d'arc, comprennent un petit nombre de fibres à parois très épaissies à lumière presque nulle. Des grands canaux sécréteurs s'observent entre les arcs fibreux. Le bois comprend un grand nombre de faisceaux distincts pénétrant en coin dans la moelle et formés

par de nombreux vaisseaux. Le bois secondaire est divisé en compartiments par de larges rayons correspondant à l'intervalle entre les faisceaux ; il existe également d'autres rayons, incomplets, unisériés ou bisériés. Ce bois secondaire présente une structure annulaire très nette : à une couche entièrement fibreuse, fait brusquement suite une couche formée presque uniquement par de grands vaisseaux. En dehors de cette couche de grands vaisseaux, les éléments vasculaires sont de taille moyenne, isolés ou en séries radiales. Le liber secondaire différencie de petits canaux sécréteurs très réduits.

Inflorescence. — La structure des axes terminés par une ombelle présente quelques variations.

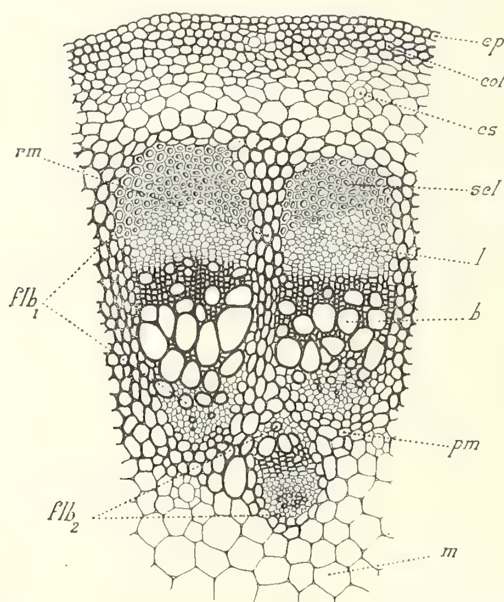


Fig. 1. — *Aralia racemosa*, fragment d'une coupe transversale de tige : *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *cs*, canal sécréteur; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois; *pm*, zone périmédullaire; *m*, moelle; flb_1, faisceaux libéroligneux; flb_2, faisceau cribrovasculaire médullaire; *rm*, rayon.

Dans l'*Aralia chinensis* ou dans l'*Aralia spinosa*, l'épiderme présente une cuticule épaisse et striée et porte de nombreux poils pluricellulaires effilés. L'écorce est formée d'une mince couche externe de collenchyme dont les cellules ont des parois nettement épaissies et une couche parenchymateuse interne,

Le péricycle différencie de grands canaux sécréteurs et, en profondeur, une couche continue de fibres; le cylindre central comprend une dizaine de faisceaux libéroligneux isolés, séparés par des rayons parenchymateux et une moelle large avec un cercle de petits faisceaux cribro-vasculaires périphériques.

Dans l'*Aralia foliolosa* l'épiderme est dépourvu de poils; le

collenchyme est mince et, directement sous ce collenchyme, se trouvent d'énormes canaux sécréteurs, séparés les uns des autres par des cloisons très minces et occupant tout l'espace

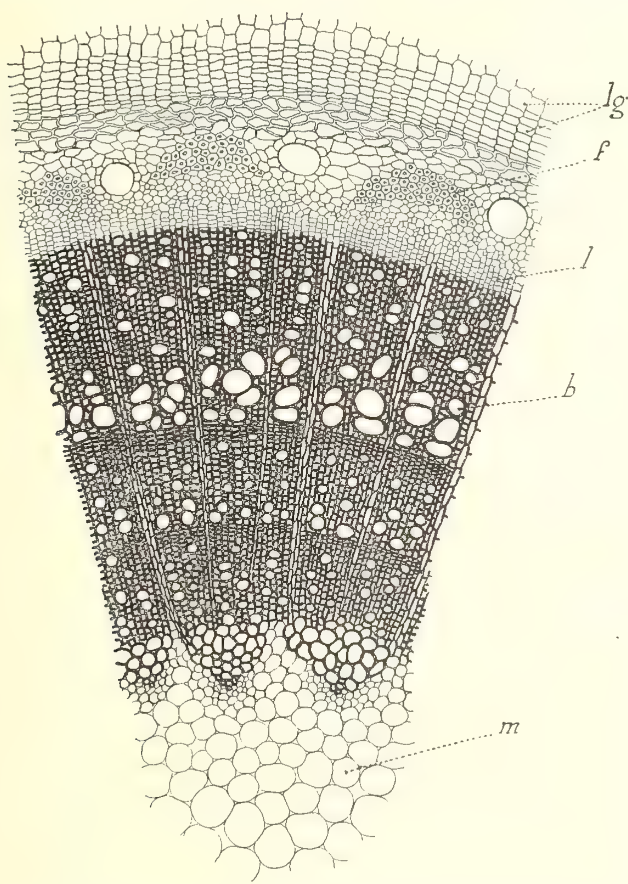


Fig. 2. — *Aralia hispida*, portion d'une coupe transversale de tige : *lg*, liège ; *f*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

compris entre le collenchyme et l'anneau fibreux ; les faisceaux sont peu nombreux.

L'épiderme est également dépourvu de poils dans l'*Aralia hypoleuca* ; les cellules du collenchyme ont des parois peu épaisses ; dans l'écorce sous-jacente les canaux sécréteurs, très grands, sont séparés par des lames de parenchyme beaucoup plus larges que dans l'espèce précédente ; il y a en outre de grands canaux libériens et de grands canaux médullaires.

Dans l'*Aralia humilis* l'épiderme est recouvert d'une cuticule épaisse et striée ; les canaux sécréteurs sont petits ; on n'observe pas de vaisseaux dans la moelle, mais seulement des îlots criblés.

La pédoncule floral a, lui aussi, une structure assez constante.

L'épiderme est formé de petites cellules allongées, fréquemment papilleuses, et recouvertes d'une cuticule mince (*Aralia spinosa*, *Aralia cachemirica*, *Aralia armata*) ou épaisse (*Aralia ferox*, *Aralia foliolosa*, *Aralia hypoleuca*, *Aralia cordata*, *Aralia pubescens*). Cette cuticule est fréquemment pourvue de stries ou de petites crêtes (*Aralia spinosa*, *Aralia hypoleuca*, *Aralia cordata*, *Aralia nudicaulis*, *Aralia humilis*. *Aralia pubescens*) ou complètement lisse (*Aralia armata*, *Aralia foliolosa*). L'épiderme porte souvent de nombreux poils pluricellulaires à pointe plus ou moins obtuse (*Aralia spinosa*, *Aralia chinensis*) ou des poils plus rares, à pointe aiguë (*Aralia hypoleuca*, etc.) ; il peut être parfaitement glabre.

L'écorce sous-jacente est généralement homogène, formée de cellules toutes semblables de parenchyme à parois minces (*Aralia humilis*, *Aralia hypoleuca*) ou légèrement épaissies (*Aralia armata*). Dans l'*Aralia nudicaulis* et dans l'*Aralia pubescens* il y a une couche collenchymateuse périphérique formée de deux assises dans la première espèce et de quatre assises dans la seconde.

Le péricycle est différencié en un anneau fibreux continu, quoique parfois assez réduit ; les fibres, très épaisses dans l'*Aralia cachemirica*, ont en général une large lumière.

Les canaux sécréteurs d'origine péricyclique, restent accolés dans l'écorce à l'anneau fibreux ; ils sont souvent étroits, leurs lumière ayant à peu près le diamètre des cellules du parenchyme environnant (*Aralia pubescens*, *Aralia humilis*, *Aralia spinosa*, *Aralia hypoleuca*, *Aralia cordata*) ou ils sont de très grande dimension, occupant toute l'écorce, arrivant presque au contact de l'épiderme et séparés les uns des autres par de minces lames parenchymateuses (*Aralia ferox*, *Aralia armata*, *Aralia foliolosa*).

Le cylindre central a toujours des faisceaux distincts séparés

par de larges rayons souvent fibreux. Les faisceaux sont souvent peu nombreux (3 à 5) et le cylindre central est très étroit (*Aralia armata*).

La moelle est large ou réduite suivant les dimensions du cylindre central; elle est toujours dépourvue de faisceaux cribrovasculaires ; elle peut être entièrement fibreuse (*Aralia cordata*) ou formée de cellules à parois épaisses, sclérifiées (*Aralia cachemirica*, *Aralia hypoleuca*, *Aralia foliolosa*, *Aralia humilis*) mais peut être aussi parenchymateuse (*Aralia spinosa*, *Aralia armata*, *Aralia nudicaulis*, *Aralia ferox*).

2. **Feuille**. — Il aurait été intéressant d'étudier comparativement la structure du rachis dans les différentes espèces, mais pour que cette étude ait une valeur il aurait fallu pouvoir pratiquer les coupes dans des régions comparables, par exemple à un centimètre au-dessous de la première division de ce rachis; je n'ai pu sacrifier ainsi des échantillons d'herbier le plus souvent uniques. Je ne parlerai donc que de la structure comparée du limbe.

L'épiderme est fréquemment pourvu de poils sur les deux faces du limbe. Ces poils sont toujours simples, massifs, pluricellulaires, effilés ; on en rencontre dans les *Aralia armata*, *A. montana*, *A. chinensis*, *A. urticæfolia*, *A. Thomsonii*, etc. Dans les *Aralia humilis* et *Aralia pubescens* certaines cellules peuvent faire saillie à la surface du poil, de plus les cellules terminales se séparent, de sorte que le poil est à son extrémité bifide ou trifide ; les branches courtes et unisériées sont généralement unicellulaires dans l'*Aralia humilis*, tandis qu'elles sont fréquemment pluricellulaires dans l'*Aralia pubescens*.

D'autres espèces, qui ont un limbe glabre, ou velu, ont l'épiderme inférieur, ainsi que l'a du reste remarqué M. Harms, fortement papilleux : c'est le cas de l'*Aralia hypoleuca*, de l'*Aralia spinosa* et de la variété glabre de l'*Aralia chinensis*. Dans ces espèces toutes les cellules portent un petit prolongement cuticulaire en tête hérissé de petites verrues.

Enfin il existe un certain nombre d'espèces qui sont parfaitement glabres, sans papilles.

La cuticule est en général très mince, incolore; elle est

pourtant assez épaisse et présente des ornements dans l'*Aralia hypoleuca*, aussi bien celle de l'épiderme supérieur que celle des cellules papilleuses de l'épiderme inférieur.

Dans l'*Aralia humilis*, l'*Aralia pubescens*, cette cuticule présente de nombreuses stries assez régulièrement parallèles.

Les stomates sont tous groupés sur la face inférieure. M. Güssow signale l'*Aralia humilis* comme présentant des stomates dans l'épiderme supérieur; j'ai pu vérifier l'exactitude de la remarque de cet auteur. L'*Aralia humilis* constitue donc une exception remarquable. On voit, en effet, en examinant de face l'épiderme supérieur du limbe, de rares stomates de contour général ovoïde, au milieu de cellules polygonales striées par les fines crêtes cuticulaires dont j'ai parlé plus haut. L'*Aralia pubescens*, qui est très voisin de l'*Aralia humilis*, ne possède pas de stomates dans l'épiderme supérieur; ceux-ci, comme dans les autres espèces, sont localisés dans l'épiderme inférieur et ont, ici, un contour presque circulaire.

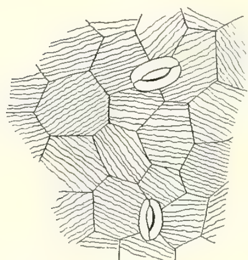


Fig. 3. — *Aralia humilis*, épiderme supérieur.

Le limbe, d'une manière générale, est dépourvu d'exoderme différencié (Hypoderme).

M. Güssow, dans le tableau résumé qu'il donne à la fin de son Mémoire, dit que l' « hypoderme » existe parfois dans le limbe des *Aralia*, faisant allusion aux *Aralia trifoliata* et *quinquefolia*. Cet auteur, qui a pourtant adopté la classification de M. Harms, aurait pu facilement constater que les deux espèces appartiennent au genre *Pseudopanax*. D'autre part, il considère les Pseudopanax comme « n'ayant pas d'hypoderme », car il n'a admis comme faisant partie du genre que les deux espèces chiliennes *Pseudopanax lætevirens* et *Pseudopanax valdiviensis* qui n'ont pas en effet d'exoderme différencié.

On peut pourtant faire une réserve au sujet de l'*Aralia cachemirica* dans lequel il existe un exoderme différencié représenté par une assise de cellules, mais formant une plage très peu étendue de chaque côté de la nervure médiane.

Le limbe a toujours une structure dorsiventrale. Dans la

plupart des espèces, le tissu palissadique est formé par une assise de cellules bourrées de chlorophylle ; ces cellules sont en général de deux à cinq fois plus longues que larges (*Aralia hypoleuca*, *A. montana*, *A. foliolosa*, *A. dasyphylla*, *A. Thomsonii*, etc.), elles sont pourtant courtes, presque aussi larges que longues dans l'*Aralia chinensis* à feuilles glabres.

Dans l'*Aralia cachemirica* et dans l'*Aralia pubescens*, le tissu palissadique comprend deux assises de cellules.

Ce tissu palissadique manque souvent vis-à-vis des petites nervures tertiaires, c'est-à-dire qu'il est remplacé par un parenchyme presque ou complètement dépourvu de chlorophylle, parfois collenchymateux (*Aralia pubescens*, etc.). Il est également interrompu au-dessous des stomates de l'épiderme supérieur dans l'*Aralia humilis*.

Je n'ai jamais vu de poches sécrétrices dans le limbe.

L'oxalate de calcium est toujours représenté par des mâcles en oursin ; ces mâcles se trouvent en général dans le parenchyme lacuneux ; souvent à la limite du tissu palissadique et du tissu lacuneux (*Aralia humilis*), parfois dans le tissu palissadique même (*Aralia montana*).

La nervure principale est toujours fortement saillante sur la face inférieure du limbe, tandis qu'à la face supérieure elle est marquée par une petite crête entièrement collenchymateuse.

Il y a toujours sous l'épiderme inférieur une couche de collenchyme bien différencié, en dedans duquel se trouve un parenchyme pourvu de canaux sécréteurs. Le système libéroligneux a toujours, en coupe transversale, la forme d'un arc à convexité dorsale dont les bords sont plus ou moins réfléchis. Il n'y a jamais de faisceaux libéroligneux distincts et épars comme dans la plupart des Schefflérées, ou dans les *Myodocarpus*, les *Tupidanthus*, les *Pterotropia*, les *Gastonia*, les *Meryta*, etc.

La crête collenchymateuse saillante sur la face supérieure est plus ou moins développée suivant les espèces ; cette crête, presque nulle dans l'*Aralia racemosa*, est plus développée dans l'*Aralia cachemirica* et très fortement saillante dans les *Aralia montana*, *A. chinensis*, *A. hypoleuca*, etc.

Enfin dans l'*Aralia cachemirica*, le collenchyme situé sous l'épi-

derme inférieur est intéressant par la présence de petits canaux sécréteurs.

Les canaux sécréteurs situés dans le parenchyme sous-jacent au collenchyme peuvent être extrêmement développés; le parenchyme est alors réduit à de petites lames séparant deux canaux contigus (*A. urticæfolia*, *A. dasyphylla*, *A. chinensis*, *A. foliolosa*, *A. hypoleuca*). Ces canaux peuvent avoir un diamètre petit comme dans la variété glabre de l'*A. chinensis* (*Dimorphanthus mandchuricus*), dans l'*Aralia cachemirica*, dans l'*Aralia racemosa*. Enfin, dans l'*Aralia spinosa*, on trouve seulement des canaux sécréteurs très petits dans le parenchyme libérien.

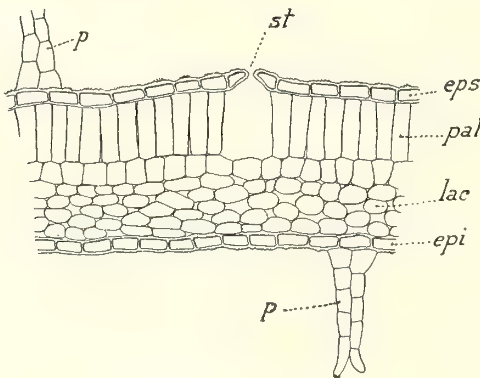


Fig. 4. — *Aralia humilis*, portion d'une coupe transversale de limbe : *p*, poils ; *eps*, épiderme supérieur ; *st*, stomates ; *pal*, tissu palissadique ; *lac*, tissu lacuneux ; *épi*, épiderme inférieur.

A l'exception de l'*Aralia hypoleuca* il n'existe pas de fibres lignifiées autour de l'arc libéroligneux.

Résumé. — Les quelques remarques que je viens de faire montrent que, dans le genre *Aralia*, l'étude de la structure peut fournir une série de caractères précis.

Section Nanæ : l'*Aralia nudicaulis* a une tige dépourvue de faisceaux cribrovasculaires médullaires; la feuille, à limbe très mince, est caractérisée par le faible développement de l'appareil sécréteur et par le grand développement du parenchyme lacuneux.

Section Humiles : Au point de vue de la morphologie externe, les *Aralia humilis* et *A. pubescens* sont des espèces extrêmement voisines qui ne diffèrent guère que par la forme de leurs folioles.

Ces deux espèces sont au contraire très distinctes par leur structure.

L'*Aralia humilis* se distingue non seulement de l'*Aralia*

pubescens, mais de toutes les autres espèces par la présence de stomates dans l'épiderme supérieur du limbe. Le parenchyme palissadique est interrompu au-dessus des stomates qui se trouvent en relation directe avec le parenchyme lacuneux sous-jacent ; de plus, les nervures latérales sont dépourvues de canaux sécréteurs.

Dans l'*Aralia pubescens* le parenchyme palissadique est formé

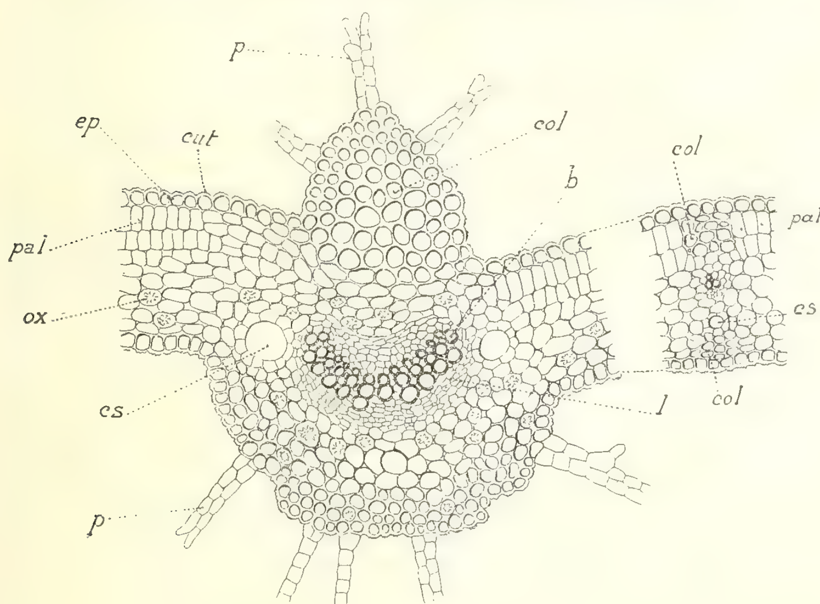


Fig. 5. — *Aralia pubescens*. — Schéma d'une coupe transversale de limbe : *p*, poils ; *ep*, épiderme ; *cut*, cuticule ; *col*, collenchyme ; *pal*, tissu palissadique ; *l*, liber ; *b*, bois ; *cs*, canal sécréteur ; *ox*, mâcles d'oxalate de calcium.

de deux ou trois assises de cellules courtes ; il est interrompu au niveau des nervures tertiaires où il est remplacé par des éléments collenchymateux ; ces nervures tertiaires possèdent un canal sécréteur.

Ces deux espèces sont également recouvertes de poils plus ou moins divisés au sommet, différents par conséquent de ceux des espèces de la section des *Arborescentes*.

La tige de ces deux espèces possède la même structure ; elle est dépourvue de faisceaux cribrovasculaires médullaires, mais diffère de celle de l'*Aralia nudicaulis* par la forme des cellules

du liège et par ses fibres péricycliques. L'*Aralia hispida* diffère nettement par sa structure des deux précédents.

Section genuinæ. — A cette section appartiennent les *Aralia cachemirica*, *A. racemosa* et *A. cordata*; toutes trois possèdent dans leur tige des faisceaux cribrovasculaires médullaires.

L'*Aralia cachemirica* est nettement caractérisé par ses folioles présentant, dans la nervure médiane, de petits canaux sécréteurs dans le collenchyme de la face inférieure et de la crête ventrale; le parenchyme palissadique comprend deux assises de cellules.

Les canaux sécréteurs manquent dans le collenchyme de l'*Aralia cordata* et de l'*Aralia racemosa.*

Section arborescentes. — Les espèces appartenant à cette section ont toutes des faisceaux cribrovasculaires dans la moelle de leur tige, à l'exception de l'*Aralia ferox.*

Les *Aralia hypoleuca* et *Aralia spinosa* ont l'épiderme inférieur du limbe fortement papilleux comme celui de l'*Aralia pubescens*; la première espèce possède, dans sa nervure médiane, de grands canaux sécréteurs et, autour de l'arc libéroligneux, une forte gaine de sclérenchyme; dans l'*Aralia spinosa* les canaux sécréteurs sont extrêmement petits et il n'y a pas de gaine de sclérenchyme. De grands canaux sécréteurs se retrouvent également dans les axes portant les ombelles et dans les pédoncules floraux de l'*Aralia hypoleuca*; dans l'*Aralia spinosa*, ces canaux ont un diamètre plus petit, et le sclérenchyme, notamment dans le pédoncule floral, y est beaucoup moins développé.

L'*Aralia foliolosa* a des folioles complètement glabres, sauf sur la crête collenchymateuse ventrale de la nervure médiane où s'observent, de place en place, de rares poils épais et obtus; l'épiderme du pédoncule floral ne présente pas de poils; au contraire, les folioles des *Aralia chinensis*, *armata*, *montana*, *Thomsonii*, *urticæfolia* sont couvertes de nombreux poils.

L'*Aralia Thomsonii* a des folioles pourvues de nervures secondaires extrêmement saillantes sur la face inférieure du limbe. La nervure médiane a une crête ventrale arrondie ; les cellules du collenchyme ont des parois peu épaissies; les canaux

sécréteurs ont une large lumière. Des poils très nombreux, mous, flexueux, recouvrent le limbe ; ils sont formés par des cellules très allongées et recouverts d'une cuticule peu épaisse.

La structure du limbe de l'*Aralia chinensis* est voisine de celle de l'*Aralia Thomsonii* ; on y observe également de longs poils mous flexueux. Dans la nervure médiane, les canaux sécréteurs, plus petits, sont plus nombreux : on en observe fréquemment huit sur la face dorsale et trois sur la face ventrale. Les nervures secondaires et tertiaires ne sont pas saillantes sur la face inférieure comme dans les folioles de l'espèce précédente.

Dans l'*Aralia urticæfolia*, les nervures sont assez fortement saillantes sur la face inférieure du limbe ; dans la nervure médiane, le collenchyme est épais, et, sous la crête collenchymateuse de la face supérieure, le parenchyme palissadique se continue par une assise de petites cellules bourrées de chlorophylle. L'arc libéroligneux est comme reployé plusieurs fois sur lui-même, formant une sorte de cordon compact de vaisseaux entremêlés de bandes de liber. Les poils, massifs, sont ici formés de cellules peu allongées et recouverts d'une cuticule épaisse.

Ces poils acérés comportent, même à l'extrémité, plusieurs assises de cellules.

II

ACANTHOPANAX

Je rappelle que ce genre comprend un certain nombre d'espèces de l'Asie orientale. Ce sont des arbrisseaux fréquemment épineux dont les fleurs pentamères, réunies en ombelles, ont un ovaire formé de deux ou cinq carpelles et sont généralement articulées sur leur pédoncule. Les graines ont un albumen toujours parfaitement lisse. J'ai suffisamment insisté sur ce genre très difficile à délimiter dans mon précédent Mémoire. Je me bornerai ici à faire l'étude morphologique et anatomique d'une nouvelle espèce indo-chinoise.

Acanthopanax baviensis nov. sp.

1. Morphologie externe.

Les tiges sarmenteuses, inermes, portent des feuilles alternes, composées-palmées à une ou trois folioles. Le pétiole cylindrique, strié longitudinalement, a de trois à dix centimètres de long; il présente à la base une large gaine et des stipules réduites. Les folioles sont ovales, ou ovales-lancéolées, doucement atténuées vers la base et vers le sommet où elles sont acuminées. La nervure médiane est peu saillante sur la face inférieure ; il y a quatre ou cinq paires de nervures secondaires anastomosées vers leur extrémité; le réseau des nervures tertiaires est lâche et peu apparent. Le limbe est un peu coriâce et présente des bords légèrement recurvés sur la face inférieure ainsi que de petites dents espacées dans chacune desquelles vient se terminer une petite nervure. Les folioles sont pétiolulées avec un pétiolule de 2 centimètres ou $2^{cm},5$ pour la foliole médiane et de 1 centimètre pour les folioles latérales. Quand les feuilles sont unifoliolées on observe sur le pétiole une articulation très nette. Les dimensions du limbe sont très variables : la longueur moyenne est de 10 à 12 centimètres et la largeur de 4 à 5 centimètres; mais on observe des

folioles de 9 centimètres de long sur 2 centimètres ou 2^{cm},5 de large ; il y a même des folioles latérales presque avortées qui n'ont que 2^{cm},5 de long sur moins d'un centimètre de large.

Les inflorescences terminales sont peu développées, comme dans la plupart des *Acanthopanax* et réduites chacune à deux ou trois ombelles dissimulées au milieu des feuilles qui les dépassent longuement.

Les ombelles comptent de 15 à 20 fleurs portées sur des pédoncules de 8 millimètres de long environ. Les pédoncules floraux, légèrement papilleux, sont dilatés à leur extrémité supérieure et présentent une articulation très prononcée.

Les boutons floraux, ovoïdes, ont environ 4 millimètres de long et 2^{mm},5 de large.

Le calice forme au-dessus de l'ovaire un rebord saillant d'un demi-millimètre de long et présente cinq dents triangulaires aiguës pouvant porter quelques cils raides sur les bords. La corolle blanche, à préfloraison valvaire, est constituée par cinq pétales alternisépales, épais, pourvus chacun d'une crête médiane interne et cohérents en calyptre. L'androcée comprend cinq étamines à filets assez courts, à anthères introrses, allongées. L'ovaire est le plus souvent formé par deux et rarement par trois carpelles. Cet ovaire, complètement infère, présente de légères dépressions longitudinales particulièrement nettes à la base. Il porte à sa partie supérieure deux styles libres. Dans chaque carpelle on observe un ovule pendant semblable à celui des autres Araliacées.

2. Morphologie interne.

1° **Tige.** — la tige présente le même type de structure que les autres espèces du genre. Une tige âgée montre une couche de liège d'origine superficielle dont les éléments sont uniformément minces ; le collenchyme est formé de cellules à parois épaissies ; ces cellules, à la périphérie, ont leur membrane complètement lignifiée. L'écorce sous-jacente, peu développée, forme un parenchyme à parois minces. Le péricycle différencie de petits cordons de fibres fortement lignifiées ; entre ces cordons fibreux on observe de place en place de petits

canaux sécréteurs ainsi que des cellules scléreuses légèrement lignifiées à parois finement ponctuées. Le liber possède de petits canaux sécréteurs. Le bois secondaire est régulièrement divisé en compartiments par des rayons formés de trois séries de cellules; ces cellules ont des parois épaissies; elles sont allongées radialement et ont une section rectangulaire. Les vaisseaux, peu nombreux, isolés ou plus ou moins groupés en files, sont entourés de fibres à parois épaisses communiquant entre elles par des perforations très nettes.

La zone périmédullaire est formée de cellules lignifiées et ne présente pas, comme certaines espèces, d'arcs fibreux fortement différenciés. Je n'y ai pas observé d'éléments sécréteurs d'une manière certaine. Les cellules de la moelle ont une paroi cellulosique.

2° **Feuille.** — Une section transversale du pétiole dans la région moyenne offre la structure caractéristique que j'ai observée dans tous les *Acanthopanax*. Ce pétiole est nettement symétrique par rapport à un plan : sur la coupe, la face ventrale se montre réduite, avec un fort sillon médian et deux ailes latérales provenant de la décurrence du limbe; l'épiderme est formé de cellules tabulaires recouvertes d'une mince cuticule ; sous cet épiderme, on observe une couche collenchymateuse formée de trois ou quatre assises de cellules à paroi épaisses, puis une mince couche parenchymateuse. Les faisceaux libéroligneux, semicirculaires, au nombre de sept, sont disposés suivant un cercle, comme dans tous les *Acanthopanax*, et en dedans d'une couche continue de fibres ; les cellules du centre sont complètement détruites. Les canaux sécréteurs de petit diamètre sont situés dans le plan médian de chaque faisceau sous la couche de collenchyme.

Le limbe a une structure dorsiventrale très nette ; il n'y a pas d'exoderme différencié. La nervure médiane renferme un petite arc libéroligneux surmonté d'une gaine sclérenchymateuse et de petits canaux sécréteurs.

3. Place dans la classification.

L'*Acanthopanax baviensis* prend place dans le groupe des *Euacanthopanax*, caractérisé par ses inflorescences réduites, ses fleurs pourvues d'un ovaire à deux (rarement trois) carpelles et ses styles libres sur une partie de leur longueur. Il se distingue nettement des autres espèces : 1° de l'*Acanthopanax divaricatus* Seem. dont l'inflorescence et les fleurs sont couvertes de poils farineux ; 2° de l'*Acanthopanax evodiæfolius* Franchet dont le pédoncule floral est dépourvu d'articulation et dont les folioles sont ciliées sur les bords ; 3° de l'*Acanthopanax innovans* (Sieb. et Zucc.) Seem. dont les fleurs sont dépourvues d'articulation et dont les folioles ont une forme très différente ; 4° de l'*Acanthopanax aculeatus* Seem. dont les tiges et les pétioles sont pourvus d'aiguillons, dont les folioles profondément dentées possèdent de petits piquants sur les nervures ; 5° de l'*Acanthopanax trichodon* Fr. et Sav. dont les feuilles on en général cinq folioles membraneuses, profondément dentées, munies çà et là de petits piquants et très différentes, comme taille et comme forme, de celles de notre espèce ; 6° de l'*Acanthopanax japonicus* Fr. et Sav. et de l'*Acanthopanax spinosus* Miq. dont les inflorescences sont portées sur de courts rameaux latéraux.

4. Distribution géographique.

Tonkin : vallée de *Lankok* (mont *Bavi*), dans les forêts [*Balansa,* n° 3461, octobre 1887].

III

SCHEFFLERA

Le genre *Schefflera* tel qu'il a été compris par M. Harms comprend toutes les Araliacées à feuilles composées-palmées, à fleurs non articulées sur leur pédicelle, à graines pourvues d'un albumen parfaitement lisse qui n'est ni ruminé par l'impression sur la graine des crêtes internes du noyau, ni ruminé par suite de l'inégale digestion par l'albumen des cellules périphériques.

Un grand nombre d'anciens genres se trouvent ainsi réunis dans le genre *Schefflera* défini de la sorte ; j'ai donné dans mon précédent travail (1) l'énumération de ces genres et ne reviendrai par sur les raisons qui ont décidé Baillon d'une part, Harms d'autre part, à la réunion de ces espèces en un seul genre.

Le genre *Schefflera*, avec les seuls caractères de la morphologie externe, est assez difficile à délimiter du genre *Acanthopanax* dont certaines espèces ont les fleurs inarticulées. J'ai montré qu'un caractère anatomique, la disposition des faisceaux dans le pétiole, permettait de séparer les deux genres et pouvait rendre de grands services quand on se trouvait en présence d'espèces critiques.

M. Harms divise le genre en deux sections : *Cephaloschefflera*, à fleurs en capitules, et *Euschefflera*, à fleurs pédonculées, en ombelles, plus rarement en grappes ; dans chacune de ces sections, l'auteur groupe les espèces d'après leur distribution géographique, n'ayant pu faire l'étude de toutes les plantes décrites.

J'ai pu faire l'étude comparée d'un assez grand nombre d'espèces sans toutefois pouvoir en examiner la totalité. Je les énumérerai en essayant de les grouper d'après leurs affinités et en indiquant les principaux synonymes.

(1) *Loc. cit.*, p. 83.

I

Une première série, celle des *Agalma*, comprend toutes les espèces dans lesquelles les styles sont nettement développés, soudés en une petite colonne cylindrique surmontant un disque plus ou moins convexe.

a) Dans cette première série, un premier groupe est constitué par les espèces ayant les fleurs en ombelles.

Schefflera impressa Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Hedera tomentosa* Ham., in *Don*, *Prodr. Flor. Nep.*, p. 184 ; DC. *Prodr.*, IV, p. 264 ; Wallich *Cat.*, n° 4922 ; *Paratropia Wallichiana* C. Koch, *Wochenschr.*, 1859, p. 265 ; *Panax tomentosum* DC. *Prodr.*, p. 254 ; *Heptapleurum impressum* C. B. Clarke, *Flora Brit. Ind.*, II, p. 728 ; *Agalma tomentosum* Seem., Revis. Heder., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 298).

Cette espèce possède de grandes folioles lancéolées, environ quatre fois plus longues que larges et présentant un abondant feutrage de poils étoilés à la face inférieure ; de plus, le réseau tertiaire des nervures, très net, est fortement imprimé en creux à la face supérieure, glabre, du limbe. Le pétiole est en général bien plus long que les folioles. — (Himalaya).

Schefflera glauca Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Agalma glaucum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 299 ; *Heptapleurum glaucum* C. B. Clarke, *loc. cit.*, p. 728).

Cette espèce, comme la précédente, a de grandes folioles lancéolées, à limbe de trois à quatre fois plus long que large, mais complètement glabre. Contrairement au *Schefflera impressa*, les stipules sont bien développées. Le réseau tertiaire des nervures, quoique net, est beaucoup moins imprimé sur la face supérieure que dans le type précédent ; le pétiole est relativement court, sa longueur ne dépassant pas celle des folioles. — (Monts Khasia, Bengale).

Schefflera rostrata Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Hedera rostrata* Wight, *Ic.*, t. MXIII-MXIV ; *Heptapleurum rostratum* Bedd., *Fl. Sylv.*, II, p. 122 ; C. B. Clarke, *loc. cit.*, p. 729 ; *Agalma rostratum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 298).

Dans cette espèce, le limbe des folioles est seulement environ trois fois plus long que large, légèrement denté, complètement glabre; le réseau des nervures tertiaires est visible à la face supérieure; le pétiole est long et montre des stipules développées. — (Ceylan, Nilghirrys.)

Schefflera hypoleuca Harms, *Nat. Pflanzenf.*, p. 38 (*Heptapleurum hypoleucum* Kurz, *For. Fl.*, I, 539; C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, II, p. 728).

Cette espèce est bien caractérisée par ses fleurs à pétales épais, extrêmement velus extérieurement, à styles longs montrant au sommet de petites branches stigmatiques légèrement recourbées vers l'extérieur; les folioles sont ovales ou oblongues, aiguës, entières ou présentant de petites dents; le limbe, de deux à trois fois plus long que large, présente à la face inférieure de rares poils étoilés; le réseau des nervures tertiaires n'est pas imprimé à la face supérieure (monts Khasia, Martaban).

Schefflera elata Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Heptapleurum elatum*, C. B. Clarke, *Flor. of Brit. Ind.*, II, p. 728; *Agalma elata* Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 298; *Hedera elata* Ham., in *Don*, *Prodr. Flor. Nep.*, p. 187; *DC. Prodr.*, IV, p. 264; Wallich, *Cat.*, n° 4914).

Cette espèce a des fleurs dont les pétales sont quelquefois velus à l'état jeune mais qui sont habituellement glabres; le pédoncule floral et le calice sont couverts de poils roussâtres; les sépales sont exceptionnellement développés et velus. Les feuilles, de deux à trois fois plus longues que larges, sont parfaitement glabres; le réseau des nervures tertiaires est légèrement saillant sur les deux faces. — (Inde, de Koumaon à Bhouton.)

Schefflera macrophylla (*Sciadophyllum macrophyllum* Dunn, *Journ. Linn. Soc.*, XXXV, p. 499, 1903).

Les feuilles ont 7 folioles coriaces, ovales-oblongues, brièvement acuminées, à base arrondie ou cordées, couvertes à la face inférieure d'un tomentum blanchâtre; l'inflorescence est couverte de poils; les fleurs en ombelles groupées en grappes cylindriques, ont 5 ou 6 millimètres de long; l'ovaire est formé de cinq carpelles et surmonté d'une colonne stylaire au sommet de laquelle sont disposées cinq petites branches stigmatifères rayonnantes. — (Yunnan.)

Schefflera aromatica Harms, *Nat. Pflanzef.*, III, 8, p. 38 (*Paratropia aromatica* Miquel, in *Bonplandia*, 1856, p. 139 et *Flor. nederl. Ind.*, I, 760 ; *Aralia aromatica* Blume, *Bijdr.*, p. 871 ; *Hedera aromatica DC.*, *Prodr.*, IV, p. 265 ; *Agalma aromaticum* Seem., *Journ. of Bot.*, II, 1864, p. 298.

Le *Schefflera aromatica* ressemble au *Schefflera elata* ; les fleurs sont allongées au lieu d'être globuleuses et sont, ainsi que leur pédicelle, dépourvues de poils ; le calice forme un léger rebord au-dessus de l'ovaire mais ne présente pas de sépales distincts. Enfin, l'inflorescence est très ramassée, à rameaux d'importance à peu près égale, et a l'aspect d'une sorte de cyme. Les feuilles, enfin, n'ont pas le réseau des nervures tertiaires saillant à la face supérieure du limbe. — (Java.)

Schefflera Horsfieldii Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Paratropia Horsfieldii* Miquel in *Bonplandia*, 1856, p. 139 et *Flor. ned. Ind.*, I, p. 761).

Ce *Schefflera*, que je n'ai pas eu entre les mains, est très voisin du précédent. Il en diffère légèrement par son inflorescence et par ses folioles. — (Java.)

Schefflera singalangense (*Paratropia singalangense* Miquel ; *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, I, p. 23 ; *Heptapleurum singalangense* King, in *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, part. II, p. 3?5, 1898 ; *Agalma redivivum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 299 ; *Schefflera rediviva* Harms, *loc. cit.*, p. 38 ; *Heptapleurum redivivum* Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, p. 648, 1890).

Je n'ai pas étudié cette espèce et me borne à rappeler, sans m'en porter garant, que, d'après King qui a étudié les échantillons, le *Paratropia rediviva* de Seemann est identique au *Paratropia singalangense* de Miquel ; cette espèce me semble en tout cas bien caractérisée par ses fleurs à 9 pétales, 9 étamines et 12 carpelles. — (Perak.)

Schefflera octophylla Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Aralia octophylla* Loureiro, *Flor. Cochinch.*, p. 233 ; *DC. Prodr.*, IV, p. 258 ; *Agalma octophyllum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 298 ; *Heptapleurum octophyllum* Benth. et Hook, *Gen. Pl.*, I, p. 492 ; *Paratropia cantoniensis* Hook et Arn., *Bot. Beech.*, p. 189 ; Walp., *Rep.*, II, p. 433).

Ce *Schefflera* se distingue par ses fleurs à style court quoique très distinct ; l'ovaire, les drupes, de forme globuleuse, sont très caractéristiques. D'après Loureiro, l'espèce croît en Cochin-

chine; les fleurs ont un ovaire à cinq carpelles. A Canton, se trouve l'espèce décrite sous le nom de *Paratropia Cantoniensis*, qui a des fleurs à dix étamines et dix carpelles.

Schefflera Lawranceana (*Heptapleurum* [*Agalma*] *Lawranceanum* Prain, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, p. 273, 1898).

Arbre à feuilles présentant de 7 à 9 folioles elliptiques, moins de deux fois plus longues que larges ($30^{cm}/18^{cm}$) mucronulées, très coriaces, l'inflorescence est une panicule rameuse couverte de poils farineux; les ombelles ont de 12 à 20 fleurs 7-mères; le fruit turbiné, tronqué au sommet, à 7 noyaux, est surmonté par une colonne cylindrique formée par les styles soudés. — (Birmanie supérieure, Mts. Kachin.)

Schefflera Koordersii Harms, *Ann. Journ. Buitenzorg*, sér. II, vol. IV, p. 17.

Arbre épiphyte qui se distingue aisément des autres espèces du groupe des *Agalma* par ses feuilles à pétiole plus court que le limbe des folioles (pétiole de 5 à 8 centimètres de long, foliole de 10 à 20 centimètres de long) et à 3 folioles, et par ses ombelles sessiles ou subsessiles de 3 à 6 fleurs. L'ovaire compte cinq carpelles. — (Célèbes.)

Schefflera fimbriata Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (F. v. Muell., *Papuanplants*, p. 89; *Heptapleurum* (?) *fimbriatum* Boerl., *Hand. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 468). — (Nouvelle-Guinée.)

b) Le deuxième groupe des *Agalma* comprend les espèces dont les fleurs sont réunies en grappes.

Schefflera rugosa Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Agalma rugosum* Miquel, in *Bonplandia*, 1856, p. 136 et *Flor. ned. Ind.*, I, p. 752, tab. 11; Seem., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 297; *Aralia rugosa* Blum., *Bijdr.*, p. 871; *Hedera rugosa*, *DC. Prodr.*, IV, p. 265; *Hedera squarrosa* Jungh. in *Tijdrsch. Nat. Geschied.*, VII, p. 301; Walp., *Rep.* II, p. 432; *Hedera heptaphylla* Jungh., *Itin.*).

Cette espèce a de grandes feuilles à très long pétiole et avec de 7 à 9 folioles aiguës ou acuminées au sommet et de grandes grappes de fleurs constituées comme dans les espèces précédentes. — (Java.)

Schefflera racemosa Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Hedera racemosa* Wight, *Icon. Plant.*, t. MXV; *Agalma racemosum* Seem, *Journ. of Bot.*, p. 298; *Heptapleurum racemosum* Bedd., *Fl. Sylv.*, t. CCIV; C. B. Clarke, *Fl. of Brit. Ind.*, II, p. 729).

Ce Schefflera voisin du précédent en diffère pourtant par ses feuilles, ainsi que par ses fleurs plus longuement pédicellées. — (Inde; Nilghirrys, monts Anamally, Ceylan.)

Schefflera Hoi (*Heptapleurum Hoi* Dunn, *Journ. Linn. Soc.*, XXXV, p. 498, 1903).

Espèce voisine du *Schefflera racemosa*, à folioles coriaces, oblongues, acuminées; les pétales se recouvrent légèrement par leurs bords. — (Yunnan.)

Schefflera Delawayi Harms in *Engl.*, *Bot. Jahrb.*, XXIV, p. 486, 1901 (*Heptapleurum Delawayi* Franchet, in *Morot*, *Journ. de Bot.*, 1896, p. 307).

Cette intéressante espèce de Franchet a des feuilles à 4 ou 6 folioles pourvues d'un pétiole de 15 à 25 centimètres de long, de pétiolules de 1 à 6 centimètres de long, et dont les limbes sont blanchâtres et tomenteux. Les fleurs sont sessiles. — (Yunnan.)

Schefflera megalobotrya Harms, Engl. *Bot. Jahrb.*, XXIX, p. 486, 1901.

Cette espèce, d'après Harms, est très voisine, sinon identique au *Schefflera Delawayi* (Chine).

Schefflera Wrayi (*Heptapleurum Wrayi* King, *Journ. As. Soc. of Bengal*, LXVII, part. II, n° 1, 1898, p. 399).

Je ne connais cette espèce que par la description de King. Elle semble, en tout cas, différer nettement des espèces précédentes. — (Perak.)

c) Un troisième groupe des *Agalma* caractérisé par les fleurs en capitules ne comprend qu'une seule espèce.

Schefflera Schumanniana Harms, in K. Schumann et Lauterbach, *Nachtr. Flor. deutsch. Schutzgebiete in der Südsee*, p. 331, 1905).

Arbre ou arbrisseau à feuilles longuement pétiolées et 3 à 4 folioles; folioles glabres, articulées sur un long pétiolule,

oblongues, cuspidées. Les fleurs sont en capitules avec un ovaire à 5 loges surmonté d'un style indivis. Cette espèce est intéressante car c'est la seule qui, présentant les styles soudés des *Agalma*, ait des fleurs en capitules, toutes les autres ayant des fleurs en grappes ou en ombelles. — (Nouvelle Guinée.)

Aux *Agalma* peuvent se rattacher plusieurs nouvelles espèces indo-chinoises.

Schefflera Pes avis nov. sp.

Cette espèce est caractérisée à première vue par ses feuilles à pétiole court et beaucoup plus petites que toutes celles que nous avons examinées jusqu'ici.

1° *Feuille.* — Les feuilles ont un pétiole relativement court ayant au plus 10 centimètres de long, et en général de 7 à 8 centimètres. A la base le pétiole présente toujours deux stipules soudées en une petite lame embrassant la tige et qui, dans certains cas tout au moins, semble persister après la chute du reste de la feuille.

Ce pétiole porte à son extrémité 5 à 7 folioles, plus généralement 5. Ces folioles sont pétiolulées : la foliole médiane a en général un pétiolule plus long que les folioles latérales ; la longueur du pétiolule varie de $1^{cm},5$ à 3 centimètres.

La forme du limbe est assez variable avec les échantillons, et un examen rapide conduirait peut-être à distinguer à tort un certain nombre de variétés. Ce limbe est toujours assez coriace, acuminé au sommet, et, vers la base, ses deux moitiés égales sont doucement atténuées sur le pétiolule ; il est en général environ trois fois plus long que large (en moyenne 9 centimètres de long, 3 centimètres de large) et a une forme elliptique lancéolée.

Certains échantillons d'autre part, tout en ayant des feuilles à sommet acuminé et à base atténuée sur le pétiolule, ont un limbe moins de deux fois plus long que large (en moyenne 6 centimètres de long, 4 centimètres de large).

Le limbe est généralement brillant sur la face supérieure, montrant imprimé en creux le réseau des nervures tertiaires,

tandis que la face inférieure est terne, à réseau de nervures à peine visible ou invisible. Mais parfois aussi la face supérieure est terne et le réseau des nervures tertiaires est peu apparent. On pourrait ainsi être tenté de distinguer plusieurs variétés en se basant sur la forme de la feuille, alors qu'il ne s'agit que du polymorphisme des feuilles d'une même espèce. En effet, parmi les exemplaires récoltés par le R. P. Bon, il en est un (n° 2320) qui présente des rameaux à folioles grandes, larges et brillantes, tandis qu'un autre rameau montre des folioles beaucoup plus petites, plus étroites et ternes. Le même voyageur a récolté une plante qui, à côté de rameaux à folioles elliptiques-lancéolées, pétiolulées, brillantes à la face supérieure où le réseau des nervures tertiaires apparaît en creux, présente d'autres rameaux, à folioles beaucoup plus étroites (6 centimètres de long, $1^{cm},5$ de large) à pétiolule presque nul, et à limbe également terne et sans réseau de nervures apparent sur les deux faces. Je crois donc qu'il n'y a pas lieu actuellement de distinguer plusieurs variétés dans cette espèce, malgré les différences sensibles qui peuvent être observées dans la forme des feuilles.

2° *Inflorescence.* — L'inflorescence est plus ou moins ample suivant les échantillons, mais est toujours construite sur le même type. L'axe principal est toujours très court et porte un petit nombre de rameaux souvent rapprochés deux par deux, presque au même niveau. Ces rameaux de premier ordre portent, le plus souvent, 2 rameaux épais, situés au même niveau, lesquels portent, insérées au même point, 2 ou 3 ombelles simples ; l'inflorescence forme ainsi une sorte de cyme multipare d'ombelles.

Les ombelles comprennent en général de 10 à 15 fleurs. Les rameaux naissent à l'aisselle de bractées courtes et coriaces qui persistent généralement, même à la base des pédicelles floraux. Les pédicelles floraux sont très longs ($1^{cm},5$ à 2 centimètres).

3° *Fleur.* — Le type floral est celui qu'on observe dans les autres espèces du groupe des *Agalma*. L'ensemble de la fleur en bouton, est oblong ; l'ovaire complètement infère est ovoïde, surmonté par un léger repli membraneux à bords à peu près

entier qui correspond au calice. La corolle est glabre, formée par 5 pétales charnus pourvus d'une crête médiane interne, et adhérents de telle sorte que la corolle se détache d'une seule pièce, comme le cas est si fréquent chez les Araliacées. Les étamines, au nombre de 5, ont un filet court, s'insérant sur le dos dans le tiers superieur d'une anthère introrse, ovale, triangulaire. L'ovaire, est formé par la soudure complète de cinq carpelles et surmonté par un disque plan, ainsi que par des styles soudés en une colonne.

4° *Fruit et Graine.* — Le fruit globuleux est une petite drupe noirâtre surmontée par la colonne stylaire qui s'est accrue pendant le développement de ce fruit et atteint une longueur de 2 millimètres ou un peu plus.

Les graines n'offrent rien de particulier, l'albumen est parfaitement lisse.

5° *Distribution géographique.* — Cette espèce est particulière au Tonkin où elle a été recueillie par le R. P. Bon : n° 4077, *Kien Khé* in montibus *Dông-Hâm*, 28 décembre 1888 ; — n° 2733, *Bút-Són*, in monte *Elephantis*, 23 septembre 1884 (arbusc., fl. flavo-virid. ; nom indigène : *Chân-Chin-nui* = Pes avis montanus) ; — n° 2320, in montibus *Bân Phet*, 21 novembre 1883 (nom indigène, *Chân-Chin dôi* = Pes avis collinus) ; — n° 4551, *No-Xa* in montibus Arcis Regis Hô. — Les indigènes boivent la décoction des feuilles.

Schefflera tunkinensis nov. sp.

Cette espèce diffère de toutes les autres espèces de la section des *Agalma* par son ovaire ; elle est également bien caractérisée par ses feuilles.

1° *Feuille.* — Le pétiole a en moyenne 20 centimètres de long. Il présente à sa base des stipules très développées, soudées en une languette aiguë, triangulaire, de 2 centimètres de long environ. A l'extrémité du pétiole, il y a plusieurs folioles (généralement de 7 à 9) groupées en éventail. Ces folioles sont toutes pétiolulées ; la longueur de leur pétiolule varie de 4 à 6 centimètres.

Le limbe est obovale, lancéolé, ayant en moyenne 13 centi-

mètres de long et 4 centimètres de large, atténué vers la base et assez brusquement rétréci au sommet où il est aigu et parfois légèrement acuminé. Ce limbe est épais, coriace, à bords entiers, révolutés dans les échantillons d'herbier. Les nervures secondaires, non saillantes, sont à peine visibles sur l'une et sur l'autre face.

2° *Inflorescence.* — Je n'ai pas eu d'inflorescences complètes ; les fleurs doivent être groupées en grappes composées d'ombelles ; les ombelles, portées par des pédoncules dont la longueur varie de $2^{cm},5$ à 4 centimètres, comptent de 25 à 30 fleurs. Les fleurs ont un pédicelle de 1 centimètre de long.

3° *Fleur.* — Les fleurs, non articulées sur leur pédicelle, sont globuleuses, ou presque aussi larges que longues ; elles sont remarquables par leur ovaire semi-adhérent doucement arrondi dans sa partie libre et couronné par une petite colonne formée par la soudure complète des styles. Le calice est à peine distinct, indiqué par un petit bourrelet entourant l'ovaire, mais où la distinction des pièces est impossible. Les pétales, d'un vert pâle, triangulaires, aigus, au nombre de cinq, sont charnus et présentent une crête médiane interne ; ces pétales, à préfloraison valvaire, se séparent à l'épanouissement de la fleur, et ne sont pas soudés en une calyptre tombant d'un seul bloc. Les cinq étamines ont un très long filet portant une anthère ovale introrse à quatre sacs polliniques.

L'ovaire est formé par la soudure de dix carpelles, contenant chacun un ovule pendant.

4° *Fruit et Graine.* — A maturité, l'ovaire se développe en une drupe ovale rouge, montrant à mi-hauteur un petit bourrelet correspondant au calice. La colonne stylaire s'allonge et atteint 2 millimètres de long. Les graines, quand elles se développent, ont un albumen lisse.

5° *Distribution géographique.* — Cette espèce n'a jusqu'à présent été rencontrée que dans le Tonkin méridional où elle a été récoltée par le R. P. Bon : n° 4530, nom vulgaire, *Chân Chin Nui* = Pes avis montanus, in calcariis montibus *Thinh-Chân*, 4 novembre 1890 ; — n° 2254, in montibus inter *Lan Mat* et *Lat Son*, 8 novembre 1883 ; — n° 4052, *Lang Hè*, in

Monte *Dên*, 21 octobre 1888; — n° 3552, *Kien-Khé*, in Monte *Chua Dong*, 23 novembre 1887.

D'après le R. P. Bon, les indigènes boivent la décoction des feuilles.

2

Dans d'autres espèces, les styles sont nuls, les stigmates étant sessiles sur le disque, ou bien les styles sont libres ou soudés seulement sur une partie de leur longueur avec des branches stigmatifères rayonnantes au moins sur le fruit, rappelant ce qui a été vu dans les *Schefflera hypoleuca* et *macrophylla* cités plus haut, ne formant pas une colonne indivise comme dans la section des *Agalma*. Je vais énumérer, en les groupant, ces espèces dont je n'ai eu à mon grand regret qu'une partie à ma disposition.

a. Une première série d'espèces comprend celles dont les fleurs sont en capitules :

Schefflera actinophylla Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Brassaia actinophylla* Endl., *Nov. Stirp. Mus. Vindob.* Decad., I, p. 99; F. Mueller, Fragm., II, p. 108; Walp., *Rep.*, I, p. 430; Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, 1864, p. 243.

Endlicher a créé pour cette espèce le genre *Brassaia* : les fleurs sont réunies en capitules et entourées chacune d'un petit involucre de 4 bractées; elles ont de 7 à 17 pétales (en général 12), soudés en calyptre, linéaires, avec autant d'étamines introrses à filets courts et autant de carpelles; le disque conique est couronné par les stigmates. Les feuilles composées palmées ont de 7 à 12 folioles glabres, coriaces, elliptiques obovales, mucronées portées par de longs pétiolules. Cette belle espèce, découverte dans le Queensland par Banks, atteint 48 mètres de haut.

Schefflera Kræmeri Harms, in *Notizbl. kön. bot. Gartens, u. Museums zu Berlin*, n° 43, sept. 1908, p. 70.

Cette espèce est voisine du *Schefflera actinophylla*; elle en diffère notamment par les feuilles toujours à 5 folioles, les

capitules plus petits, les fleurs à 10 étamines et à 10 carpelles. — (Carolines.)

Schefflera capitata Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Paratropia capitata* Wight et Arn., *Prodr.*, p. 378; Walpers, *Rep.*, II, p. 433; *Heptapleurum capitatum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 8, p. 81; *Brassaia capitata* C. B. Clarke, *Flor. of Brit. Ind.*, II, 732.

Espèce très voisine de la précédente, à pièces florales moins nombreuses et pétales plus larges. — (Inde, *Nilghirry.*)

Schefflera macrostachya Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Sciadophyllum macrostachyum* Benth., *Journ. of Bot.*, II, 1843, p. 222; Walp. *Rep.*, II, p. 939; *Paratropia macrostachya* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 139; *Brassaia macrostachya* Seem., *loc. cit.*, 1864, p. 244).

Cette espèce est également très voisine du *Schefflera actinophylla* par ses feuilles, ainsi que par ses fleurs entourées de bractéoles et à 10-12 pétales, étamines et carpelles. — (Nouvelle Guinée.)

Ces quatre espèces, qui ont toutes des fleurs à nombreux pétales, étamines et carpelles avec, autour de chacune d'elles, un petit involucre de bractéoles constituent un petit groupe type de l'ancien genre *Brassaia.*

Schefflera sessilis Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 36 (*Parapanax sessile* Miq., *Flor. Ned. Ind.*, suppl. I, p. 339; *Brassaia sessilis* Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, II, 1864, p. 244; Benth. et Hook., *Gen. Plant.*, I, p. 943; *Heptapleurum sessile* Boerl., *Handl. Fl. Ned. Ind.*, II, p. 648).

Cette espèce a des fleurs sessiles en capitules, sans bractéoles formant involucre. L'ovaire, à 16-17 carpelles, est surmonté d'autant de branches stigmatiques rayonnantes. L'absence de bractéoles et la présence de styles développés séparent nettement cette espèce des trois précédentes dont elle se rapproche par le grand nombre de carpelles. — (Sumatra.)

Schefflera Mannii Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Paratropia Manni* Hook. f., *Journ. Linn. Soc.*, VI, p. 10; *Astropanax Manni* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 178; *Sciadophyllum Manni* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267; *Heptapleurum Manni* Benth. et Hook., *Gen. Plant.*, I, p. 342; Hiern, *Flor. of trop. Africa*, III, p. 31).

Espèce à feuilles composées de 3 à 10 folioles, glabres, acuminées au sommet, à capitules de 20 fleurs entourées de bractéoles, l'ovaire a 5-6 carpelles et est surmonté d'un disque convexe avec stigmates presque sessiles. — (Cameroun.)

Schefflera Volkensii Harms, *Nat. Pflanz.*, III, 8, p. 36-37 (*Heptapleurum Volkensii* Harms, *Engl. Jahrb.*, XIX, Beibl. 47, p. 41; *Pflanzenw. Ostafrikas*, C. p. 297).

Cette espèce diffère de la précédente par ses fleurs non entourées de bractéoles, par ses feuilles arrondies au sommet (Kilimandjaro; Abyssinie [*mission Dubourg de Bozas*]).

Ces deux espèces se rapprochent de celles du groupe des *Brassaia* mais n'ont que 5 carpelles.

Les autres espèces à fleurs en capitules ont des fleurs à 4-9 carpelles avec autant de styles libres ou partiellement soudés, elles sont pourvues ou non de bractéoles (Kilimandjaro).

Schefflera angulata Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Actinophyllum angulatum* Ruiz et Pavon, *Fl. Peruv.*, III, p. 73, t. CCCVII; *Sciadophyllum angulatum* Poir., *Dict.*, VI, p. 745; Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268).

Dans cette espèce les fleurs, en capitules sphériques, denses, sont comprimées les unes les autres et entourées à leur base par 3 petites bractées écailleuses; les folioles, arrondies ou cordées à la base, ont un feutrage de poils à la face inférieure. L'androcée est formé généralement de huit étamines (rarement de sept ou neuf). L'ovaire, à 4-7 loges, est surmonté d'un disque formant un rebord onduleux et de styles libres, la corolle en calyptre est élevée, tronquée, plane à la partie supérieure. — (Pérou.)

Schefflera conica Harms, *loc. cit.*, p 36 (*Actinophyllum conicum* Ruiz et Pavon, *loc. cit.*, p. 74, t. CCCIX; *Sciadophyllum conicum* Poir., *loc. cit.*, p. 746; Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267).

Espèce voisine de la précédente; les fleurs, non comprimées, ont un ovaire globuleux à 9 loges, plan à la partie supérieure, surmonté de styles presque nuls; les étamines, au nombre de huit à onze, ont des filets très longs; la corolle est conique; les folioles sont glabres. — (Pérou.)

Schefflera acuminata Harms, *loc. cit.*, p. 36 ; *Actinophyllum acuminatum* Ruiz et Pavon, *loc. cit.*, p. 74, t. CCCX ; *Sciadophyllum acuminatum* Poir., *loc. cit.*, p. 746 ; Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267.

Cette espèce, voisine des précédentes par ses feuilles, ses stipules très développées, a des fleurs en capitules, non comprimées, avec androcée de huit étamines et ovaire globuleux à 5-7 loges, styles libres, corolle hémisphérique, apiculée au sommet. — (Pérou.)

Schefflera Ulei Harms, *Verhandl. des Bot. Vereins Brandenburg*, 1905, p. 186.

Cette espèce est un arbrisseau de 1 à 4 mètres de haut ; les feuilles ont 8 folioles à limbe oblong ou lancéolé, doucement atténué sur le pétiolule au lieu d'être arrondies ou cordiformes à la base comme dans les *Schefflera conica* et *acuminata*. Les fleurs sessiles, groupées par 9-11, sont en capitules et sont séparées les unes des autres par des bractéoles. L'ovaire, à 5 loges, est surmonté d'un disque globuleux, couronné par 5 styles subulés, linéaires. — (Pérou.)

Schefflera microcephala Harms, Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 148, 1908.

Le *Schefflera microcephala* est un arbrisseau voisin du précédent dont il diffère surtout par l'ovaire à 8 ou 9 carpelles. — (Pérou.)

Schefflera pentandra Hars, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 36 (*Actinophyllum pentandrum* Ruiz et Pavon, *loc. cit.*, p. 75, t. CCCXI ; *Sciadophyllum pentandrum* Poir., *loc. cit.*, p. 747 ; Seemann, *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268).

Les folioles, arrondies à la base, sont velues à la face inférieure ; les fleurs comprimées, en capitules, entourées de bractéoles ovales ciliées, ont une corolle conique, un androcée de 5 étamines, un ovaire surmonté de styles courts. — (Pérou.)

Schefflera Mathewsii Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Sciadophyllum Mathewsii* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268).

Fleurs à corolle hémisphérique, non apiculée, à 5 étamines

et à 4-5 carpelles seulement. Feuilles à 8-10 folioles glabres ovales, oblongues, obtuses ou aiguës à la base. — (Pérou.)

Schefflera Sprucei Harms, *loc. cit.*, p. 36 ; *Sciadophyllum Sprucei* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268.

Espèce voisine de la précédente, en différant surtout par la teinte des folioles et par la nervation ; l'ovaire a seulement 4 carpelles. Je n'ai pas examiné ces deux espèces et ignore si les fleurs sont entourées de bractéoles. — (Pérou.)

Schefflera paniculata (*Sciadophyllum paniculatum* Britton, *Bull. Torr. Bot. Club.*, XVIII, p. 37).

Espèce voisine du *S. angulata*. Les feuilles ont 8 ou 9 folioles longuement pétiolulées, ovales ou elliptiques, acuminées au sommet, arrondies à la base, entières, tomenteuses à la face inférieure, deux fois plus longues que larges (12-15 centimètres sur 6-7 centimètres). Les fleurs, en capitules de 8-10 millimètres de diamètre, n'ont pas été décrites par Britton. — (Bolivie *Mapiri*.)

Schefflera Karsteniana Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 36 (*Sciadophyllum Karstenianum* March., *Bull. Acad. roy. Belg.*, sér. II, t. XLVII, p. 93).

Les feuilles ont de 5 à 7 grandes folioles pétiolulées, couvertes à la face inférieure d'un tomentum de longs poils ferrugineux ; l'inflorescence est également très fortement tomenteuse. Les fleurs sont sessiles, réunies par 15 à 25 en capitules denses, globuleux longuement pédonculés ; elles ont à leur base des bractéoles ciliées ; ces fleurs ont le tube du calice velu et l'ovaire à 3 ou 4 loges surmontées d'autant de styles courts, connés à la base. — (Vénézuéla.)

Schefflera Trianæ Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 36 (*Sciadophyllum Trianæ* Planchon et Linden ; Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268).

Espèce dont je n'ai pu lire la description. Elle diffère de la précédente, d'après Marchal (1), par des capitules très

(1) El. Marchal, Revision des Hédéracées américaines (*Bull. Acad. roy. Belgique*, sér. II, t. XLVII, p. 94, 1879).

brièvement pédonculés et par le duvet des feuilles « formé de deux couches superposées », la corolle inconnue dans le *S. Karsteniana* est, ici, hémisphérique. — (Nouvelle Grenade.)

Schefflera heterotricha Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37; *Sciadophyllum heterotrichum* Planchon et Linden; Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268.

Espèce voisine des précédentes, mais à fleurs présentant un pédicelle de un demi à 1 millimètre de long et à styles assez longs, « soudés en colonne » (je ne sais s'ils sont totalement soudés), dépassant beaucoup le calice. La présence d'un court pédicelle floral a décidé M. Harms à placer cette espèce dans la section *Euschefflera*. En ce cas la limite est impossible à tracer entre les deux sections qu'il a proposées. Le *Schefflera cephalotes*, par exemple, de sa section *Cephaloschefflera* a des fleurs nettement pédicellées. — (Nouvelle Grenade.)

Schefflera euryphylla Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 151, 1908.

Ce *Schefflera* est un arbre de 15 mètres de haut, qui possède des feuilles avec 7-9 grandes folioles à limbe de 14 à 22 centimètres de long, sur 9 à 12 centimètres de large ; cette largeur des folioles en particulier, distingue cette espèce de toutes les autres. Les fleurs sont en capitules sessiles ou presque sessiles et ont un ovaire légèrement velu, anguleux, à 5-6 carpelles et styles courts, épais, soudés vers la base. — (Pérou.)

Schefflera Werberbaueri Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 151, 1908.

Cette espèce est un arbrisseau de 3 mètres de haut ; elle a des feuilles pourvues d'un long pétiole de 20-24 centimètres et de 11-13 folioles ; celles-ci ont un limbe oblong, étroit, ou lancéolé-oblong, tomenteux sur la face inférieure, aigu ou brièvement acuminé au sommet, légèrement cordé ou émarginé à la base (13-20 centimètres de long sur 4-6 centimètres de large) ; les capitules sont très brièvement pédonculés ; les fleurs, très serrées, sont comprimées les unes les autres comme dans le *Schefflera angulata*, et ont, par suite, un ovaire anguleux

à 5-7 carpelles surmonté d'autant de styles subulés insérés dans une dépression du disque ; la corolle est en calyptre, obtuse ou tronquée au sommet ; il y a de 15 à 21 étamines petites à filets courts. — (Pérou.)

Schefflera ferruginea Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 36 (*Aralia ferruginea* Humb. Bonpl. et Kunth, *Nov. Gen.*, p. 7; *Hedera ferruginea DC. Prodr.*, IV, p. 264 ; *Sciadophyllum ferrugineum* Decsne et Planchon, *Rev. Horticole*, 1854, p. 107 ; Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 268).

Espèce à folioles couvertes de poils feutrés sur la face inférieure ; fleurs entourées de bractéoles ; ovaire formé de cinq carpelles et surmonté de styles très courts. — (Colombie).

Schefflera inambarica Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 150, 1908.

Arbrisseau voisin du précédent, présentant toutefois des folioles de forme différente, à limbe oblong brièvement et brusquement acuminé et une inflorescence beaucoup moins velue-cotonneuse ; les ovaires, plus ou moins anguleux par pression réciproque, de 2 à 4 millimètres de long, comptent de 3 à 5 carpelles surmontés d'autant de styles très courts. — (Pérou.)

Schefflera Viguieriana Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 150, 1908.

Arbrisseau de 3 mètres de haut différant du précédent par ses folioles couvertes sur la face inférieure de poils roux ferrugineux, non arrondies, assez brusquement rétrécies sur le pétiolule. L'ovaire a 4 ou 5 carpelles et autant de styles très courts ; les capitules sont moins velus, les bractéoles subulées-linéaires, beaucoup plus petites que dans le *Schefflera ferruginea*. — (Pérou.)

Schefflera dolichostyla Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 152, 1908.

Cette espèce est un arbrisseau à grandes feuilles, à fleurs en capitules comme dans les précédentes ; elle est caractérisée par l'ovaire velu, à 4 ou 5 loges, surmonté d'un long style portant

au sommet 4 ou 5 petites branches stigmatiques rayonnantes. — (Pérou).

Schefflera Pardoana Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 152, 1908.

Cette espèce se rapproche des précédentes par ses feuilles à grandes folioles oblongues lancéolées, et ses fleurs en capitules, s'en distingue surtout par l'ovaire anguleux, pubescent, de 5 à 8 millimètres de long, ne comptant que de 3 à 5 carpelles surmontés d'autant de styles épais connés à la base. — (Pérou.)

Les quatre espèces qui suivent se séparent de celles déjà citées, par leurs stigmates sessiles ou subsessiles et par leurs fleurs, en ombelles, mais à pédoncules très courts, formant presque des capitules; elles se rattachent ainsi aux précédentes, notamment au *Schefflera heterotricha*.

Schefflera cephalotes Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Heptapleurum capitatum* C. B. Clarke, *Flor. of Brit. Ind.*, II, p. 731; *Heptapleurum capitatum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 81).

Cette espèce, confondue à tort par Seemann avec le *Schefflera capitata* mentionné plus haut, est bien caractérisée. Elle présente de grandes folioles beaucoup plus longues que larges, vernissées sur la face supérieure où elles présentent un réseau de nervures tertiaires apparentes, et couvertes de poils roussâtres sur la face inférieure. L'inflorescence est formée d'un assez grand nombre de branches dressées portant des sortes de capitules courtement pédonculés. Les fleurs, portées sur des pédicelles courts, forment presque des capitules et sont dépourvues de bractées à la base des pédicelles. L'ovaire, allongé et surmonté par un disque plan avec stigmates sessiles, est formé de huit carpelles. — (Malacca, Singapour, Penang, Perak.)

Schefflera Scortechinii (*Heptapleurum Scortechinii* King., *Mater. for a Fl. of the Malayan Pen.*, *Journ. Asiat. Soc. of Bengal*, LXVII, Part. II, 1898, p. 393).

Cette espèce, voisine du *S. cephalotes* par son inflorescence et ses ombelles globuleuses de fleurs courtement pédicellées, en

diffère notamment par ses folioles glabres sur la face inférieure et moins de trois fois plus longues que larges; l'ovaire est à 5 carpelles surmontés de stigmates sessiles. — (Perak.)

Schefflera tomentosa (*Heptapleurum tomentosum* Hassk., *Flor.* (B. Z.) Beibl., 1842, p. 30; *Cat. Hort. Bot. Bogor*, 1844, p. 165; Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 77; King, *loc. cit.*, p. 394; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648. *Sciadophyllum tomentosum* Blume, *Bijdr.*, p. 877; *DC. Prodr.*, IV, p. 260; *Paratropia tomentosa* Miq., in *Bonplandia*, 1856, p. 138 et *Fl. Ned. Ind.*, I, pars. 1, p. 753; *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, I, 23).

Cette espèce a des fleurs courtement pédicellées formant des sortes de capitules globuleux; l'ovaire compte 5 carpelles surmontés de styles très courts; elle diffère des précédentes par leurs feuilles à pétiole de 45 à 60 centimètres de long, par les folioles arrondies à la base, ovales oblongues ou oblongues-acuminées, qui sont velues à la face inférieure et par ses fleurs à calice velu, régulièrement pentamères. — (Java, Sumatra, Selangor, Perak.)

Schefflera apiculata (*Paratropia apiculata* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, p. 219; *Heptapleurum apiculatum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1865, p. 78; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Les fleurs de cette espèce sont presque en capitules, et sont entremêlées de bractéoles ciliées; ces fleurs sont pentamères, avec une corolle à pétales non réunis en calyptre et un ovaire turbiné surmonté de 5 stigmates punctiformes. — (Moluques.)

b. La plupart des autres espèces ont des fleurs en ombelles; on peut distinguer parmi elles de nombreux groupements.

α. Un premier petit groupe permet de réunir plusieurs espèces à feuilles composées à deux ou trois degrés.

Schefflera heterophylla Harms, *Nat. Pflanz.* III, 8, p. 38 (*Hedera heterophylla* Wall., *Cat.*, n° 4919; G. Don, *Gen. Syst.*, III, p. 394; Walp. *Rep.*, II, p. 432; *Paratropia calophylla* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 138; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 758; *Paratropia heterophylla* Presl, *Epimel. Bot.*, 250; *Heptapleurum heterophyllum* Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, 1865, III, p. 77; King, *Journ. As. Soc.*

Bengal, LXVII, Part. II, n° 1, 1898, p. 400); Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648. — (Pinang, Perak.)

Schefflera biternata Harms, *Nat. Pflanzenf*, III, 8, p. 38 (*Heptapleurum biternatum* C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, II, p. 731; King, *loc. cit.*, p. 400. — [Malacca]).

Schefflera Junghuhniana Harms, *loc. cit.*, p. 38 (*Paratropia Junghuhniana* Miq., *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 758; *Heptapleurum Junghuhnianum* Seem., *loc. cit.*, p. 77; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648. — [Java]).

β. Un autre petit groupe comprend des espèces à stigmates sessiles, à feuilles présentant presque constamment une seule foliole.

Schefflera emarginata Harms, *Nat. Pflanz.*, III, 8, p. 36 (*Hedera emarginata* Moon, *Cat. Pl. Ceyl.*, p. 18, Thwaites, *Enum. Ceyl. Plants*, p. 132; *Heptapleurum emarginatum* Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80 ; C. B. Clarke, *Flor. of Brit. Ind.*, II, p. 728).

Cette espèce est remarquable par ses feuilles constamment unifoliolées ; le limbe coriace, petit, à nervures saillantes, est cunéiforme, émarginé, parfois presque bilobé ; le pétiole est nul ou presque nul. Les fleurs, nettement en ombelles, ont un ovaire formé par la soudure de 5 carpelles, avec un disque légèrement convexe surmonté de 5 stigmates globuleux. — (Ceylan.)

Schefflera avene Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Paratropia avenis* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, I, p. 19; *Heptapleurum avene* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, part II, n° 1, 1898, p. 391; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Espèces à feuilles uni ou trifoliolées, folioles oblongues aiguës, épaisses, coriaces, brillantes à la face supérieure. L'ovaire compte six carpelles. — (Singapoure, Sumatra).

Schefflera parasitica Harms, *loc. cit.*, p. 36 (*Sciadophyllum humile* Blume, *Bijdr.*, p. 875; *DC. Prodr.*, IV, p. 259; *Actinomorphe humilis* Miq., *Com. Phytogr.*, p. 102; *Fl. nederl. Ind.*, I, p. 749; *Sciadophyllum parasiticum* Blume, *Bijdr.*, p. 877; *Paratropia parasitica* Miq., *Bonpland.*, 1856, p. 138; *Fl. nederl. Ind.*, I, p. 757; *Heptapleurum parasiticum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Espèce voisine de la précédente à folioles ovales, acuminées de 6-10 cm. de long. Blume avait, par erreur, décrit sous le nom de *Sciadophyllum humile*, cette espèce comme ayant des fleurs tétramères; les fleurs sont en réalité, 6-7 mères; les feuilles ont parfois trois folioles. — (Java.)

Schefflera acutissima Harms, *Nat. Pflanz.*, III, 8, p. 37 (*Paratropia acutissima* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, I, p. 20; *Heptapleurum acutissimum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649).

Espèce voisine des trois précédentes, à folioles elliptiques, oblongues ou sublancéolées, de 20-25 cm. de long, et à ovaire formé de 5 carpelles.

γ. Un troisième groupe, parmi les espèces à fleurs en ombelles, comprend toutes celles à stigmates sessiles, à feuilles composées palmées avec, en général, 5 folioles ou plus.

Schefflera scandens (*Sciadophyllum scandens* Blume, *Bijdr.*, p. 878; *Paratropia scandens* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 138; *Flor. ned. Ind.*, I, 1, p. 57; *Paratropia brachybotrya* Miq., *Flor. ned. Ind.*, I, 1, p. 755; *Heptapleurum scandens* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, Part. II, n° 1, 1898, p. 397; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Espèce à petites feuilles trifoliolées jamais unifoliolées, à folioles glabres, acuminées, à fleurs pentamères, en grappes simples d'ombelles dont les branches sont plus ou moins horizontales. — (Perak, Java, Sumatra.)

Schefflera venulosa Harms, *loc. cit.*, p. 39 (*Paratropia venulosa* Wight et Arn., *Prodr. Fl. Pens. Orient.*, p. 377; Walpers, *Rep.* II, p. 433; Wight, *Illustr.*, t. CXVIII; *Heptapleurum venulosum* Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80; C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, II, 729; King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, Part. II, n° 1, 1898, p. 396; *Hedera terebinthacea* Wall., *Cat.*, n° 4920 ex part.; *Hedera venosa* Wall., *Cat.*, 4923; *Panax serratum* Wall., in *DC. Prodr.*, IV, p. 253; *Aralia digitata* Roxb., *Flor. Ind.*, II, 107; Rheede, *Hort. Mal.*, VII, t. XXVIII; *Aralia Moorei* F. Muell. *Fragm.* II, p. 108, IV, p. 121; *Sciadophyllum ellipticum* Blume, *Bijdr.*, 881; *Paratropia elliptica* et *macrantha* Miq., *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 756).

Le *Schefflera venulosa* est un arbrisseau à feuilles composées

palmées ; les folioles ont un limbe entier, oblong elliptique ou oblong lancéolé, acuminé, arrondi ou rétréci vers la base, assez coriace avec un réseau de nervures saillant à la face supérieure. L'inflorescence forme des panicules assez courtes, constituées par un assez grand nombre d'axes dressés portant latéralement des ombelles. Les ombelles portées sur un pédoncule court comptent une quinzaine de fleurs : ces fleurs sont sur le type 5 avec des pétales minces, des étamines à filet court, un ovaire à 5 carpelles surmonté d'autant de stigmates sessiles sur un disque légèrement conique. — (Inde méridionale, Malacca, Andaman.)

Schefflera stellata Harms, *loc. cit.*, p. 39 (*Heptapleurum stellatum* Gærtn., *de Fruct.* II, 472, t. CLXXVIII ; Seemann, Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80 ; C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, II, 730 ; *Hedera Vahlii* Thwaites, *Enum. Ceyl. Plants*, p. 132 ; *Hedera obovata* Wight, *Icon.*, I. MXI, MXII ; *Hedera terebinthacea* Vahl, *Symb.*, III, p. 42 ; *DC. Prodr.*, IV, p. 265 ; *Paratropia terebinthacea* Arn., *Nov. Act.*, XVIII, p. 338).

Cette espèce est très voisine de *Schefflera venulosa* dont elle ne diffère guère que par la forme de ses folioles obovales, obtuses ou arrondies au sommet. — (Inde méridionale, Ceylan.)

Schefflera elliptica Harms, *Nat. Pflanz.*, p. 39 (*Sciadophyllum ellipticum*, Blume, *Bijdr.*, p. 878 ; *DC., Prodr.*, IV, p. 260 ; *Paratropia elliptica* Miq., *Bonplandia* 1856, p. 138 ; *Flor. ned. Ind.*, I, 1, p. 756 ; *Ann. Lugd. Bat.*, p. 20 ; *Heptapleurum ellipticum* Seemann, Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78 ; King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, Part. II, n° 1, 1898, p. 397 ; *Paratropia micrantha* Miq., *Fl. ned. Ind.*, I, suppl., p. 337 ; *Heptapleurum micranthum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78).

Cette espèce est voisine des précédentes ; les folioles elliptiques ont également un réseau de nervures saillant à la face supérieure du limbe ; l'inflorescence, glabre, est plus ample, à rameaux plus étalés et ombelles plus longuement pédonculées ; ce *Schefflera* est, d'après Went, une plante semi-épiphyte. — (Malacca, Singapoure, Perak, Iles Andaman et Nicobar.)

Schefflera eurhyncha (*Paratropia eurhyncha* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, I, p. 21 ; *Heptapleurum eurhynchum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78 ; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Espèce très voisine du *S. elliptica*, mais à folioles longuement acuminées. — (Java.)

Schefflera petiolosa Harms, *loc. cit.*, p. 39 (*Paratropia petiolosa* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, I, p. 24 ; *Heptapleurum petiolosum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, p. 648.)

Espèce à fleurs octomères, en ombelles de 3 à 5, et à grandes feuilles composées avec 7 à 9 folioles coriaces. — (Bornéo.)

Schefflera fastigiata (*Paratropia fastigiata* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, I, p. 44; *Heptapleurum fastigiatum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78 ; Boerl., *Hand. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Espèce à fleurs hexamères en ombelles de 8 à 15. — (Java.)

Schefflera pergamacea (*Heptapleurum* Hassk., *Cat. bog.*, p. 765; *Aralia* Bl. *Bijdr.*, p. 833. *Paratropia pergamacea DC. Prodr.*, IV, p. 266 ; Miq., *Flor. ned. Ind.*, I, p. 756 ; *Heptapleurum pergamaceum* ; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 648).

Feuilles à 6-12 folioles arrondies à la base, ovales, aiguës, glabres, parcheminées ; ombelles fasciculiformes. — (Java.)

Schefflera Fargesii (*Heptapleurum Fargesii* Franchet, in *Journ. de Bot.*, 1896, p. 306).

Je n'ai pas étudié cette espèce qui, d'après Franchet, a le port de l'*Heptapleurum venulosum*, possède comme lui des feuilles glabres, à 5 folioles, et de petites fleurs, mais dont les styles sont soudés en une colonne de un millimètre environ. J'aurais donc pu citer cette plante en la plaçant à côté des *Agalma*. — (Chine orientale : Héoupin près Tchen-Kéou.)

Schefflera Wallichiana Harms, *Nat. Pflanz.* III, 8, p. 38 (*Paratropia Wallichiania* Wight et Arn., *Prodr.* 377 ; *Hedera exaltata* Thwaites, *Enum.* 44; *Hedera Wallichiana* Dalz. et Gibs., *Bomb. Fl.*, 108; *Heptapleurum exaltatum* Seem., Rev. Hed., in *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80 ; *Heptapleurum Wallichianum* C. B. Clarke (non Seem) *Flor. Brit. Ind.*, II, p. 730).

L'inflorescence forme une panicule ample d'ombelles, les fleurs sont beaucoup plus grandes que celles de toutes les espèces qui ont été énumérées jusqu'ici. Les folioles coriaces

oblongues ou elliptiques, aiguës, n'ont pas leur réseau de nervures saillant à la face supérieure du limbe.

Schefflera Khasiana (*Heptapleurum Wallichianum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80 ; *Heptapleurum Khasianum* C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, p. 730).

Cette espèce, voisine de la précédente, en diffère par ses folioles oblongues-lancéolées, et par ses fleurs beaucoup plus petites, et qui ont un pédoncule, un calice et une corolle velus. — (Inde : Monts Khasia.)

Schefflera producta (*Heptapleurum productum* Dunn, *Journ. Linn. Soc.*, XXXV, p. 499, 1903).

Espèce voisine des deux précédentes. — (Chine : Yunnan.)

Schefflera subulata (*Paratropia subulata* Miq., *Ann. Lugd. Bat.* I, p. 22 ; *Heptapleurum subulatum* Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78 ; C. B. Clarke, *Flor. Brit. Ind.*, II, p. 730 ; King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, part. II, n° 1, 1898, p. 395).

Cette espèce a des feuilles le plus souvent à 3 folioles, parfois à 4 ou 5 ; le pétiole est court, de 5 ou 6 centimètres de long, alors que dans la plupart des autres espèces, il est en général beaucoup plus long que les folioles ; ces folioles, à pétiolule très court, ont un limbe oblong ou elliptique, assez longuement acuminé, avec un réseau de nervures très saillant à la face supérieure du limbe. L'inflorescence comprend un certain nombre d'axes allongés portant latéralement des ombelles à pédoncule très court, presque nul ; la plante est surtout intéressante par ses pétales extrêmement minces, trinervés, légèrement rétrécis à la base et par ses étamines à filets extrêmement longs, enroulés dans le bouton et terminés par des anthères globuleuses ou même plus larges que longues. — (Malacca, Perak, Pahang.)

Schefflera polita (*Paratropia polita* Miq., *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, p. 22 ; *Heptapleurum politum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78, Boerl., *Hand. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 468 [Sud-Bornéo]).

Schefflera Minahasæ Harms, *Ann. Jard. Buitenzorg*, sér. II, vol. IV, p. 17.

La plante décrite par M. Harms est voisine de la précédente; elle présente le même type de feuilles, d'inflorescence et de fleurs. Les feuilles à pétiole beaucoup plus long (15-21 centimètres) ont des folioles plus longuement pétiolulées; les ombelles sont portées sur des pédoncules plus longs. — (Célèbes.)

Schefflera gracilis (*Paratropia gracilis* Miq., *Ann. Lugd. Bat.*, p. 22; *Heptapleurum gracile* Blume mss., Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78).

Les ombelles, comme dans le *S. subulata*, sont portées sur des pédoncules très courts; les fleurs sont pentamères; les feuilles ont 5 folioles lancéolées oblongues. — (Bornéo.)

Schefflera Corona sylvæ (*Paratropia corona sylvæ* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 138; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, 755; *Heptapleurum Coronæ sylvæ* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78).

Cette espèce, que je n'ai pas examinée, est encore du même type que les précédentes, elle est voisine du *S. subulata*, les feuilles ont un pétiole de 6-7 centimètres, plus court que le limbe des folioles; celles-ci ont un pétiolule court (5-15 millimètres), le limbe est aigu vers la base, acuminé au sommet elliptique-oblong; elle diffère du *S. subulata* par ses folioles, et aussi par la taille plus grande de ses fleurs. Plante hémiépiphyte d'après Went. — (Java.)

Schefflera polybotrya (*Paratropia polybotrya* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 168; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 755; *Heptapleurum polybotryum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 78; *Sciadophyllum subavene* Blume, *Bijdr.*, p. 896 ?)

Le *Schefflera polybotrya* rentre dans le groupe des *Schefflera* précédents; les feuilles ont un pétiole dont la longueur (18-27 centimètres) dépasse en général celle du limbe des folioles (15-24 centimètres); ces dernières ont un pétiolule de $2^{cm},5$ à 9 centimètres et un limbe ovale, oblong, à peu près deux fois plus long que large; j'en ai examiné un échantillon provenant de l'Herbier Koorders (1471 β) dans lequel l'inflorescence encore très jeune diffère sensiblement de la description donnée de l'inflorescence complètement développée. Les ombelles sont presque sessiles, entourées par une grande bractée

lancéolée portant sur les bords de nombreux poils simples, laineux, non étoilés. Ces fleurs sont pentamères. Les feuilles ont 5-7 folioles, parcheminées, longuement acuminées, avec un réseau saillant de nervures. — (Java.)

Schefflera subracemosa (*Heptapleurum subracemosum* King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, part. II, n° 1, 1898, p. 393).

Le *Schefflera subracemosa* est un petit arbrisseau à feuilles trifoliolées ou quinquefoliolées ; ses feuilles ont un pétiole très court et des folioles coriaces, elliptiques, lancéolées, pétiolulées ; l'inflorescence comprend 1 ou 2 axes portant des ombelles subsessiles de 3 à 5 fleurs pentamères. — (Perak.)

Schefflera latifoliolata (*Heptapleurum latifoliolatum* King, *Journ. As. Soc. Bengal*, LXVII, part. II, n° 1, 1898, p. 395).

Cette espèce se caractérise par ses feuilles à long pétiole portant des folioles ovales, deux fois plus longues que larges, avec un réseau de nervures tertiaires non saillant mais au contraire imprimé à la face supérieure du limbe. L'inflorescence comprend un petit nombre de grappes d'ombelles courtement pédonculées et à 10 ou 15 fleurs ; l'ovaire compte 9 carpelles couronnés par 9 styles très courts. — (Perak.)

Schefflera nervosa (*Heptapleurum nervosum* King, *loc. cit.*, p. 399).

Ce *Schefflera* est un petit arbrisseau dont les feuilles ont un pétiole court (6-7 centimètres) et 6 folioles très coriaces lancéolées (5-7 centimètres de long et $1^{cm},5$-$2^{cm},5$ de large) aiguës, avec de 7 à 10 paires de nervures presque horizontales saillantes à la face inférieure et imprimées à la face supérieure. Les fleurs oblongues, réunies par 8 à 10 en ombelles, ont 6 carpelles. — (Perak.)

Schefflera Ridleyi (*Heptapleurum Ridleyi* King, *loc. cit.*, p. 398).

Les feuilles ont un pétiole de 15 à 30 centimètres de long et 5 folioles coriaces, oblongues, aiguës (12-20 centimètres de long) ; les ombelles ont de 10 à 20 fleurs (Singapoure).

Schefflera Hullettii (*Heptapleurum Hullettii* King, *loc. cit.*, p. 398).

Les feuilles ont un pétiole de 30 à 60 centimètres de long et

de 7 à 11 folioles oblongues, acuminées (12-30 centimètres de long). Les ombelles ont de 8 à 12 fleurs très petites. — (Singapoure, Johore).

Schefflera affine (*Heptapleurum affine* King, *loc. cit.*, p. 398).

Les feuilles ont un pétiole court (6-12 centimètres) et 5 à 6 folioles ovales-lancéolées, acuminées (7-12 centimètres de long). Les ombelles ont 7 à 12 fleurs. — (Perak).

Ces trois dernières espèces sont voisines du *Schefflera nervosa* ; toutes ont des fleurs hexamères.

Schefflera insularum Harms, *Nat. Pflanz.*, III, 8, p. 37 (*Heptapleurum insularum* Seem., Rev. Hed., in *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 80).

Ce *Schefflera* a, d'après Seemann, des feuilles à 5-7 folioles elliptiques, acuminées, dentées, des fleurs présentant des pétales linéaires, libres, épais, mais sans crête médiane interne, 7 étamines et un ovaire 7-loculaire. J'ai examiné un échantillon récemment arrivé au Muséum ; le pédoncule floral et le calice sont couverts de poils étoilés ; l'ovaire peut avoir 9 carpelles. Les stigmates forment une légère saillie sur le disque. — (Philippines).

Schefflera Cumingii Harms, *loc. cit.*, p. 37 (*Heptapleurum Cumingii* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 81).

D'après Seemann, la plante a des feuilles à 5 folioles, et les fruits sont des drupes obovales à 5 loges. — (Philippines).

Schefflera angustifolia Merill, in *Philipp. Gov. Tab. Bur. Bull.*, XXXV, p. 53. — (Philippines.)

Schefflera luzoniensis Merill, in *Philipp. Journ. of Sc.*, I, suppl. III, 1906, p. 118. — (Philippines.)

Schefflera microphylla Merill, in *Philipp. Journ. of Sc.*, I, suppl. III, 1906, p. 118. — (Philippines.)

Je ne possède aucun renseignement sur ces trois espèces.

Schefflera Sarasinorum Harms, in Fedde *Repertorium* III, p. 23, 24, 1906.

Cet arbrisseau est principalement caractérisé par ses feuilles à pétiole extrêmement court (2 centimètres de long) à stipules

très développées, à 5 folioles oblongues, arrondies ou obtuses à la base, acuminées au sommet, coriaces, épaisses de 9 à 21 centimètres de long sur 4 à 7 centimètres de large, et par ses fleurs qui ont un calice entier, une corolle en calyptre, conique, un androcée formé de 5 étamines et un ovaire, large, court, obconique, formé de 5 à 7 carpelles et surmonté d'un disque large, conique, tronqué, portant des stigmates. — (Célèbes.)

Schefflera serrata (*Paratropia serrata* Miq., in *Bonplandia*, 1856, p. 138; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 757; *Aralia aromatica* var. *foliolis serratis* Blume, *Bijdr.*, p. 872; *Heptapleurum serratum* Seem., *loc. cit.*, p. 79; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649).

Espèce à feuilles à pétiole beaucoup plus long (35 centimètres) que le limbe des folioles (13 à 16 centimètres); ces dernières sont sublancéolées ou elliptiques, plus de deux fois plus longues que larges, membraneuses; les fleurs sont du type 5 ou 6 et sont réunies par 7-8, en ombelles. — (Java.)

Schefflera confinis (*Paratropia confinis* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 138; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 758; *Heptapleurum confine* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649).

Espèce très voisine de la précédente. — (Célèbes.)

Schefflera oxyphylla (*Paratropia oxyphylla* Miq., *Flor. ned. Ind.*, suppl. I, p. 338; *Heptapleurum oxyphyllum* Seem., *loc. cit.*, p. 80; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649.)

Les folioles sont ovales, oblongues, longuement acuminées; les ombelles sont formées de 4 à 9 fleurs courtement pédicellées, pentamères. — (Sumatra.)

Schefflera lucescens (*Aralia lucescens* Blume, *Bijdr.*, p. 872; *Hedera lucescens* DC., *Prodr.*, IV, p. 265; *Paratropia lucescens* Miq., *Flor. ned. Ind.*, I, p. 754).

Arbrisseau très voisin du précédent, à feuilles pourvues de 7-9 folioles oblongues-lancéolées, longuement acuminées, à nervures peu marquées. — (Java.)

Schefflera polyphylla (*Paratropia polyphylla* Miq., *Bonplandia*, 1856, p. 139; *Fl. ned. Ind.*, I, 1, p. 760; *Heptapleurum polyphyllum*

Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649).

Les fleurs, à court pédicelle et réunies par 10 à 20, en ombelles, sont octomères. Les feuilles, grandes, ont un pétiole de 12 à 18 centimètres de long, des folioles à limbe de 7 à 12 centimètres de long, à peu près aigu à la base, elliptique ou ovale-elliptique, acuminé. — (Java).

Schefflera longifolia (*Heptapleurum rigidum* Hassk., in *Flora, Bot. Zeit.*, 1842; Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649; *Sciadophyllum longifolium* Blume, *Bijdr.*, p. 876; *Paratropia longifolia* DC., *Prodr.*, IV, p. 266; Miq., *Flor. ned. Ind.*, I, p. 758).

Feuilles ayant généralement 6-9 folioles (parfois plus); le pétiole est très long (de 0m,60 à 0m,90); les folioles, à pétiolule de 9 à 15 centimètres, ont un limbe de 18 à 36 centimètres de long, oblong ou obovale-oblong, arrondi à la base, apiculé au sommet, glabre, parcheminé. Les ombelles ont jusqu'à 25 fleurs du type 6-8.

Schefflera læve (*Heptapleurum læve* Koord. et Valeton, in *Mededeel. Lands Plantentuin*, XLII, p. 43, 1900).

Cette espèce est très voisine de la précédente par ses feuilles de taille considérable; le limbe est ici oblong lancéolé, à base atténuée; ces fleurs sont du type 5 ou 6. — (Java).

Schefflera rigida Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 39 (*Aralia rigida* Blume, *Bijdr.*, p. 874; *Paratropia rigida* DC., *Prodr.*, IV, p. 266; Miquel, *Fl. Ned. Ind.*, I, p. 759; *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, I, p.; *Heptapleurum rigidum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 79; Boerl., *Hand. Fl. ned. Ind.*, 2, p. 649; *Sciadophyllum lucidum* Blume, *Bijdr.*, p. 877; DC., *Prodr.*, IV, p. 260; *Paratropia lucida* Miq., *Fl. ned. Ind.*, I, p. 754).

Voisine des deux précédentes, cette espèce a des feuilles plus petites, à pétiole et à pétiolules plus courts, et des fleurs du type 8-9 portées sur des pédicelles plus longs. Le *Sciadophyllum lucidum* Bl. n'est qu'une variété *brevifolium* de cette espèce — (Java).

Schefflera Gœtzenii Harms, in Gœtzen, *Durch Afrika von Ost nach West, Anh.*, p. 888.

Espèce voisine du *Schefflera Hierniana* qui sera examiné plus loin, dont elle diffère surtout par la forme de ses folioles; les stigmates sessiles rapprochent cette espèce, d'après Harms, du *Schefflera Mannii*. — (Afrique centrale).

Un certain nombre d'espèces indochinoises nouvelles méritent d'être citées ici, appartenant aux groupes à fleurs en ombelles et stigmates sessiles.

Schefflera pauciflora nov. sp.

Cette espèce a des feuilles alternes composées palmées; le pétiole, de 12 centimètres de long environ, montre à sa base 2 stipules soudées en une large lame orbiculaire qui persiste sur la tige après la chute de la feuille. Les folioles, au nombre de 5, ont un pétiolule de $1^{cm},5$ de long; le limbe, ovoïde, acuminé, atténué vers la base, est environ trois fois plus long que large (environ 15 centimètres de long, et 5 centimètres de large); il est très coriace et présente, sur ses deux faces, un réseau de nervures extrêmement saillant. L'inflorescence terminale comprend un axe allongé portant latéralement un certain nombre d'axes secondaires non ramifiés, velus, sur lesquels sont insérées de nombreuses ombelles. Ces ombelles ont un pédoncule extrêmement court (2 millimètres) et couvert de poils; elles ne comptent que 3 ou 4 fleurs. Je n'ai eu à ma disposition qu'un exemplaire fructifié : le pédoncule a environ un millimètre de long; la drupe charnue, ovoïde, est surmontée par un disque convexe, couronné par 5 stigmates en forme de papilles; les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles supérieures se développent après la chute de celles-ci en axes portant des ombelles, semblables aux rameaux latéraux de la panicule terminale, avec lesquels on les confondrait si la gaine stipulaire n'était pas visible à leur base.

Distribution. — Tonkin [Balansa, Herb. Mus. Paris; sans numéro, ni indication de localité].

Schefflera alongensis nov. sp.

Le *Schefflera alongensis* est un arbrisseau rameux de 1 à 2 mètres de haut. Les feuilles ont un pétiole de 6 à 12 cen-

timètres de long, présentant à sa base 2 stipules bien développées, soudées en une lame embrassant la tige, et tombant avec la feuille; ce pétiole porte à son extrémité 5 à 7 folioles pétiolulées, avec pétiolule de 1cm,5 à 3 centimètres de long; le limbe est obovale, aigu ou très faiblement acuminé ; il atteint au plus 8 centimètres de long et n'est jamais trois fois plus long que large (en moyenne 6 centimètres de long et 3 centimètres de large); ce limbe est coriace et présente un réseau de nervures saillant sur les deux faces. L'inflorescence est du même type que celle du *Schefflera pauciflora* ; l'axe principal, terminal, court, porte un certain nombre d'axes secondaires non ramifiés sur lesquels sont insérés de nombreuses ombelles.

Les ombelles pauciflores ont un pédoncule court (2 millimètres de long); les fleurs, au nombre de 4 à 6, ont un pédicelle de 1 millimètre de long en moyenne ; elles ont un calice peu développé, une corolle blanche, formée de 5 pétales minces trinervées, à nervures non anastomosées, un androcée formé de 5 étamines à filets longs et à anthères globuleuses, un ovaire formé de 5 carpelles et couronné par un disque plan et des stigmates sessiles.

Distribution. — *Tonkin* (Roches verticales de la baie d'Along) [Balansa, n° 1362, Herb. Mus. Paris].

Schefflera leucantha nov. sp.

Cette espèce est un petit arbrisseau à feuilles alternes composées palmées ; le pétiole grêle et court, de 7 ou 8 centimètres de long, a des stipules nulles ou à peine développées et porte à son extrémité 6 ou 7 folioles pétiolulées. La longueur du pétiolule varie de 1 à 2 centimètres, la foliole médiane étant plus longuement pétiolulée que les folioles latérales; ce petiolule est renflé à sa partie supérieure et présente à l'insertion du limbe une articulation très nette. Le limbe, coriace, vert clair, est très étroit, lancéolé, cinq à huit fois plus long que large (7 à 9 centimètres de long, 1cm,5 de large en moyenne).

L'inflorescence est une panicule courte ne dépassant pas les feuilles. Chaque rameau de la panicule porte à son extrémité une ombelle, et latéralement un certain nombre d'ombelles distantes de 5 à 10 millimètres. Les ombelles ont un pédoncule allongé, de 8 à 15 millimètres, situé à l'aisselle d'une bractée

caduque. Chaque ombelle compte une dizaine de fleurs portées sur un pédicelle de 4 ou 5 millimètres de long. Ces fleurs globuleuses ont un calice à sépales à peine distincts, 5 pétales rouge brun, extrêmement minces, à nervures ramifiées, non cohérents en calyptre, 5 étamines à filets très longs portant des anthères introrses oblongues, blanches et un ovaire à 5 carpelles surmonté de stigmates sessiles. Cette espèce et les deux précédentes doivent être placées au voisinage des *Schefflera subulata*, *S. gracilis*, etc.

Distribution. — *Tonkin* (Dong-Dang, dans les bois) [Balansa n° 1357, Herb. Mus. Paris].

Schefflera incisa nov. sp.

Cette espèce possède de grandes feuilles alternes, composées palmées, à folioles profondément incisées. Le pétiole, épais, a de 25 à 30 centimètres de long, rétréci, soudé vers la gaine où elle porte deux longues stipules bien developpées de 1 centimètre de long environ. Les folioles, au nombre de 7 à 9, sont portés sur un pétiolule épais dont la longueur varie de 2 centimètres pour les folioles latérales jusqu'à 7 ou 8 centimètres pour les folioles médianes. Le limbe, de contour général oblong, de 20 centimètres de long environ sur 8 à 10 centimètres de large, est aigu au sommet et doucement atténué vers la base. Il est coriace et divisé en plusieurs lobes profonds qui atteignent presque la nervure médiane. Il y a un lobe terminal d'environ 7 centimètres de long et 3 centimètres de large, deux lobes latéraux situés immédiatement au-dessous du lobe terminal dont ils ont à peu près les dimensions; la partie inférieure du limbe n'est souvent pas lobée ou présente encore deux lobes individualisés, mais plus petits que les autres. La nervation de ce limbe est penninerve; les lobes latéraux sont parcourus dans leur partie médiane par une forte nervure secondaire aussi développée que la nervure principale. Il y a également 2 ou 4 nervures secondaires dans la partie indivise du limbe qui présente donc en tout 4 ou 5 paires de nervures secondaires. Sur la face inférieure on observe de place en place des poils pluricellulaires rameux avec de nombreuses branches dressées.

L'inflorescence comprend un axe assez long, portant latéra-

lement un nombre variable d'ombelles portées sur un pédoncule de 5 à 10 millimètres de long et comptant chacune de 10 à 15 fleurs.

Les fleurs ont un pédoncule de 3 millimètres de longueur environ ne présentant pas d'articulation sous l'ovaire. Le calice, complètement soudé à l'ovaire, ne montre pas de sépales distincts et forme au bord un petit bourrelet à peine marqué. La corolle est constituée par cinq pétales assez épais, cohérents en calyptre, à sommets infléchis formant en haut de la corolle une sorte de clé de voûte pendante ; ces pétales ont une longueur de 3 millimètres, ils sont légèrement rétrécis à leur base où ils ont 1mm,5 de large, tandis que leur plus grande largeur atteint 2 millimètres.

L'ovaire adhérent sur les deux tiers de sa longueur, est libre sur une longueur de 1mm,5 ; il est formé par la soudure de 5 carpelles ayant, dans chaque loge, un ovule pendant à raphé interne. Les styles sont nuls. Le fruit est une petite drupe ovoïde présentant, à l'état sec, 5 fortes côtes saillantes, correspondant chacune à un noyau, lequel contient une graine pendante à albumen non ruminé. Ces drupes ont 5 ou 6 millimètres de long et 3 ou 4 millimètres de large

Distribution géographique. — Cambodge. Monts Schnal, vers 900 mètres d'altitude, prov. de Samrongtàng, et Monts Knang Repan, prov. de Tpong.

Herbier Pierre n° 639 in Herb. Mus. Paris.

δ. Les espèces qui suivent ont toutes des fleurs en panicules d'ombelles, avec des styles développés, libres ou soudés sur une partie de leur longueur :

Schefflera confusa Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum confusum* March, *Flora Brasil.*, vol. XI, Pars. I, p. 243, Pl. LXIX).

Feuilles ayant de 8 à 12 folioles obovales oblongues, brièvement acuminées, longuement atténuées vers la base. L'inflorescence est une panicule ample ; l'axe principal porte souvent de place en place plusieurs axes secondaires réunis presque aux même point, les axes secondaires portent des ombelles de 12 à

15 fleurs sur un pédoncule de 1 centimètre à $1^{cm},5$ de longueur. Les fleurs, oblongues, pentamères, sont situées à l'extrémité d'un court pédicelle fortement velu. Le calice, très velu, présente au-dessus de l'ovaire 5 dents aiguës développées. Les 5 pétales, cohérents en calyptre, présentent sur la face extérieure de nombreux poils. Les 5 étamines ont des anthères allongées; l'ovaire, à 5 loges, est déprimé, concave à sa partie supérieure, ce qui ne s'observe pas fréquemment dans le genre; il est surmonté de 5 styles libres. — (Brésil).

Schefflera Lehmannii Harms (*Sciadophyllum Lehmannii* Harms, *Engl. Bot. Jahrb.*, XX, *Beib.* 49, p. 69, 1895).

Cette espèce est voisine, par son inflorescence, du *Schefflera confusa*, en diffère nettement par ses feuilles, par ses sépales non développés, par ses pétales non ciliés. — (Colombie).

Schefflera minutiflora Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 153.

Le *Schefflera minutiflora* est un arbrisseau de 3 mètres de haut, à grandes feuilles pourvues d'un pétiole, légèrement pubescent, de plus de $0^{m},5$ de long et de 7 folioles oblongues, velues sur la face inférieure, obtuses à la base, brièvement acuminées au sommet. Les fleurs, petites, au nombre de 5 à 10 par ombelle, sont pentamères et ont un ovaire à 5 loges, velu-blanchâtre extérieurement, de même que les pédicelles floraux et le pédoncule des ombelles, les styles sont courts. Les ombelles ont un pédoncule court (2 à 5 millimètres) et les pédicelles floraux n'ont que 1 ou 2 millimètres. Très voisin du précédent, il en diffère surtout par le tomentum blanchâtre qui recouvre l'ombelle et l'ovaire. — (Pérou).

Schefflera Quindiuensis Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Aralia Quindiuensis* Bonpl., Humb. et Kunth, *Nov. Gen.*, V, p. 8, Planch. et Linden, *Aral.*, p. 22; *Sciadophyllum Quindiuensis* DC., *Prodr.*, IV, p. 261; Seem., Rev. Hed., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 266; type d'un genre *Cotylanthes* Calestani, Contr. all. syst. dell. Umbrell. d'Eur., Webbia, p. 100).

Les feuilles ont 7 folioles membraneuses, oblongues, acuminées entières, glabres. Les ombelles ont 3-4 fleurs; les fleurs ont un calice entier, des pétales cohérents en calyptre, sans

limite extérieure marquée ; les étamines sont au nombre de 8-9 ; l'ovaire hémisphérique, déprimé à sa partie supérieure, est surmonté de 8-9 styles très longs et filiformes. — (Colombie).

Schefflera Sciadophyllum Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Vitis heptaphylla* L., *Mant.*, p. 212 ; *Aralia Sciadophyllum* Swartz, *Prodr.*, p. 55 ; *Hedera Sciadophyllum* Swartz, *Fl. Ind. Occ.*, I, p. 519 ; *Sciadophyllum Brownei* Spreng., *Syst.* I, p. 953 ; Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 266).

Les feuilles de cette espèce ont de 8 à 10 folioles ovales, lancéolées, acuminées, glabres ; les ombelles ont de 6 à 10 fleurs ; l'ovaire est formé de cinq carpelles, surmonté d'autant de styles coniques, subulés, libres presque jusqu'à la base. — (Jamaïque).

Schefflera Belangeri Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum Belangeri* March., *Bull. Acad. roy. Belge*, s. II, XLVII, p. 92).

Cette espèce a des feuilles avec 7 folioles ovales ou ovales-elliptiques, et des ombelles de 8 à 15 fleurs courtement pédonculées avec à la base des bractéoles linéaires ciliées ; l'ovaire est surmonté de cinq styles très courts, en grande partie soudés, sur un disque conique. — (Martinique).

Schefflera decaphylla Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum decaphyllum* Seem., Rev. Heder., in *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 266 ; *Panax decaphyllum* Sagot Mss.).

Les feuilles ont 9 ou 10 folioles obovales-oblongues, retuses, aiguës à la base, glabres, brillantes à la face supérieure ; les fleurs, en ombelles, sont pentamères avec un ovaire surmonté de 5 styles libres. Ces styles persistent sur le fruit où ils sont recurvés. — (Guyane française).

Schefflera pedicellata Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Actinophyllum pedicellatum* Ruiz. et Pav., *Fl. Peruv. et Chil.*, VI, p. 73, pl. CCCVIII ; *Sciadophyllum pedicellatum* Poir., *Dict.*, VI, p. 176).

Les feuilles ont de 9 à 13 folioles acuminées, arrondies ou légèrement cordiformes à la base ; les fleurs, en ombelles, sont longuement pédonculées, ont une corolle hémisphérique et un ovaire globuleux à 6-7 loges surmonté de styles libres. — (Pérou.)

Schefflera systyla (*Sciadophyllum systylum* Donn Sm., *Coult. Bot. Gez.*, XXXI, p. 113. — [Amérique centrale].)

Schefflera patula Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum patulum* Rusby, *Mem. Torr. Bot. Club.*, III, p. 41).

Espèce à folioles oblongues-lancéolées arrondies à la base, et brusquement rétrécies au sommet en un acumen triangulaire-lancéolé ; le limbe est coriace à bords révolutés, les nervures sont fortement saillantes ; les fleurs en ombelles de 12 à 20, sont portées sur des pédicelles de 5-6 millimètres ; le calice a des dents marquées ; la corolle est inconnue ; les étamines ont un filet à peine plus long que les anthères ; l'ovaire quinqueloculaire est surmonté d'autant de styles soudés sur une partie de leur longueur, la drupe, globuleuse de 4 millimètres de diamètre, d'un noir rougeâtre, porte des styles dont les extrémités libres sont fortement récurvées. — (Bolivie).

Schefflera sandiana Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 153, 1908.

Espèce à feuilles, à longues panicules (40-45 cm.) semblables à celles de la précédente ; elle en diffère surtout par l'inflorescence légèrement velue, et par les folioles qui n'ont pas de nombreuses et fines nervures latérales parallèles. Les styles sont soudés sur une grande partie de leur longueur. — (Pérou).

Schefflera monzonensis Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 154, 1908.

Cette espèce est un petit arbrisseau dont les feuilles ont un pétiole de 10-17 centimètres de long, plus ou moins velu et 5-7 folioles lancéolées, velues inférieurement ; les fleurs, à pédicelle de 3 à 5 millimètres, sont réunies, par 7 à 13, en ombelles courtement pédonculées (5-10 millimètres) ; la corolle, en calyptre, est glabre, l'ovaire, à 5 loges, est glabre ; les styles sont soudés sur une partie de leur longueur. — (Pérou).

Schefflera Moyabambæ Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 154, 1908.

Arbrisseau de 8 mètres de haut, avec feuilles pourvues d'un pétiole de 33 centimètres ou plus de long, et de 10 folioles oblancéolées-oblongues, obtuses ou presque aiguës à la base, brièvement cuspidées au sommet, coriaces, à nombreuses nervures latérales parallèles, visibles à la face supérieure du limbe. L'inflorescence est glabre ; les ombelles ont de 7 à 11 fleurs ; le calice présente 5 petits dents, la corolle 5 pétales cohérents en calyptre ; l'ovaire obconique, glabre, compte 5 carpelles et est surmonté d'un disque épais et de 5 styles soudés sur une grande partie de leur longueur. — (Pérou).

Schefflera Yuncacoyæ Harms, in Engl. *Bot. Jahrb.*, Bd XLII, p. 155, 1908.

Très voisin du précédent, ce *Schefflera* en diffère par ses folioles légèrement velues à la face inférieure et par les feuilles plus longuement acuminées. — (Pérou).

Schefflera sphærocoma Harms, Engler *Natürl. Pflanzenf*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum sphærocoma* Benth., *Bot. Sulph.*, p. 102).

Les feuilles, longuement pétiolées, ont de 7 à 11 folioles à limbe oblong, acuminé, glabre. L'inflorescence forme une panicule arrondie ; les fleurs, en ombelles, ont 5 sépales à dents très petites, une corolle en calyptre ovale conique, 5 étamines et 5 carpelles dont les styles sont plus ou moins soudés en une colonne conique. — (île Gorgone [Amér. tropicale occidentale]).

Schefflera littoralis Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Parapanax littorale* Miq., *Flor. ned. Ind.*, Suppl. I, p. 339 ; *Heptapleurum littorale* Boerl., *Handl. Fl. ned. Ind.*, p. 647, 1890 ; *Trevesia* Benth. et Hook., *Gen. Plant.*, I, p. 943).

Cette espèce a des fleurs en ombelles pourvues d'un ovaire à 10-14 loges, ce qui la distingue de toutes celles du groupe que nous venons d'examiner. Miquel a établi pour elle un genre spécial et Harms en fait une sous-section du genre *Schefflera* pour les styles soudés en une petite colonne sur une partie de leur longueur et dont les branches libres se courbent vers le dehors portant les stigmates à leur extrémité. — (Sumatra).

Schefflera digitata Forst., *Char. gen.*, t. XX, Prodr. n° 146 (Lam.,

Ilb. Gen., t. CCXXI; Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 176; *Aralia Schefflera* Spr. *Pug. Plant.*, pl. I, p. 28; DC. Prodr., p. 258; Hook. f., *Fl. New Zeal.*, I, p. 95, t. XXII; Asa Gray, *Bot. Wilkes*, p. 715; A. Rich. *Fl. New Zeal.*, p. 283).

Cette espèce, premier type du genre, est un arbre à feuilles longuement pétiolées (12 à 20 centimètres), à folioles membraneuses, oblongues lancéolées acuminées. Les fleurs, petites, à court pédicelle, ont un ovaire à 8-10 carpelles surmonté d'autant de styles courts insérés sur le milieu d'un disque légèrement concave; ces styles plus tard s'allongent et surmontent le fruit globuleux, noir, charnu. — (Nouv.-Zélande).

Schefflera vitiensis Seem., Rev. Heder., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 176 et *Flora vitiensis*, p. 116 (*Aralia* [*Schefflera*] *vitiensis* Asa Gray, *Bot. Wilkes*, p. 715, t. LXXXIX).

Espèce voisine de la précédente, à folioles oblongues, cunéiformes, ovaire à 5 carpelles. — (Viti).

Schefflera abyssinica Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Aralia abyssinica* Hochst. mss. in Schimp, *Pl. Abyss.*, éd. I, n° 283; Rich., *Tent. Fl. Abyss.*, I, 336; Walp., *Ann.* II, p. 724; *Sciadophyllum abyssinicum* Steud., *Nomencl. Bot.*, p. 537; Miq., *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, I, p. 26; *Astropanax abyssinicum* Seem., *Journ. of Bot.*, 1865, p. 177; *Heptapleurum abyssinicum* Benth. et Hook. *Gen. Pl.*, I, p. 942; Hiern, *Flor. trop. Afrika*, III, p. 29).

Dans cette espèce, les feuilles, à pétiole de 12 à 15 centimètres de long, ont généralement 7 folioles ovales, acuminées, arrondies à la base, légèrement crénelées. Les fleurs sont polygames; les fleurs femelles ont un ovaire formé de 5 ou 6 carpelles avec autant de styles libres. — (Abyssinie).

Schefflera Hookeriana Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Paratropia elata* Hook. f., *Journ. Linn. Soc.*, VII, p. 196; *Astropanax elatum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 177; *Sciadophyllum elatum* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267; *Heptapleurum elatum* Hiern, *Flor. trop. Afr.*, III, p. 30).

Cette espèce est voisine de la précédente, a comme elle des folioles légèrement denticulées arrondies à la base; elle en diffère surtout par ses styles soudés à la base et par ses feuilles à pétiole beaucoup plus long, de 30 centimètres environ. — (Cameroun).

Schefflera Barteri Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Astropanax Barteri* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 177; *Sciadophyllum Barteri* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267; *Heptapleurum Barteri* Hiern, *Flor. trop. Africa*, III, p. 30).

Cette espèce diffère des deux précédentes par ses feuilles à 5 folioles entières, non cordées à la base ; les fleurs réunies par 8-12 en ombelles, ont un pédicelle de 1cm,5 à 2 centimètres ; l'ovaire globuleux, à 8 loges, a des styles soudés sur une partie de leur longueur, dont les branches libres sont disposées en rayonnant. — (Niger, Sierra-Leone).

Schefflera Baikiei Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Astropanax Baikiei* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 177; *Sciadophyllum Baikiei* Seem., *Journ. of Bot.*, III, 1865, p. 267; *Heptapleurum Baikiei* Hiern, *Flor. trop. Africa*, III, p. 30).

Le *Schefflera Baikiei* est un arbre, et non un arbrisseau comme le précédent; les feuilles sont plus longuement pétiolées (30 centimètres) et ont 3 folioles (ou plus) cunéiformes, non arrondies à la base; les ombelles n'ont que 4 ou 5 fleurs portées sur un pédicelle d'un demi-centimètre ; l'ovaire, à 8 loges, est surmonté de styles, à branches rayonnantes soudées sur la moitié de leur longueur. — (Niger).

Schefflera Hierniana Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Heptapleurum scandens* Hiern, *Flor. trop. Africa*, III, p. 30).

Ce *Schefflera* est, contrairement aux précédents, un arbrisseau grimpant; les feuilles longuement pétiolées ont de 5 à 7 folioles entières, arrondies à la base; les ombelles ont une dizaine de fleurs portées sur un court pédicelle; l'ovaire a 5-6 carpelles et autant de styles à branches rayonnantes, soudées sur la moitié de leur longueur. — (Cameroun).

Schefflera Stuhlmannii Harms, *Engl. Bot. Jahrb.*, XXVI, p. 243, 1899.

Le *Schefflera Stuhlmannii* est, d'après Harms, voisin du *Schefflera Barteri*, en différant légèrement par la forme des folioles. — (Oulougourou).

3

Un autre groupe dans lequel les fleurs ont généralement les styles développés, comprend les espèces dont l'inflorescence est une ombelle composée :

Schefflera coriacea Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 37 (*Sciadophyllum coriaceum* March., *Trans. Linn. Soc.*, sér. II, I-II, p. 275 et pl. XXXVII).

Cette espèce a des feuilles à 5-7 folioles pétiolulées, à limbe coriace, elliptique, légèrement émarginé ou mucroné au sommet, aigu à la base, velues inférieurement. L'axe d'inflorescence terminal possède à son extrémité un verticille d'ombelles ; c'est donc une ombelle composée. Le long de cet axe on observe en outre un verticille d'ombelle et entre ces deux verticilles, une ou deux ombelles isolées. Les fleurs, globuleuses, ont un calice velu à limbe légèrement denté ; la corolle, formée de 5 pétales soudés en calyptre, est hémisphérique, mucronulée au sommet ; les étamines, au nombre de 5, ont des anthères ovoïdes et des filets courts ; l'ovaire, formé de 5 carpelles, est surmonté d'un style en colonne, cannelé, présentant en son sommet 5 petites têtes stigmatiques distinctes. — (Guyane). Cette espèce aurait pu être mentionnée dans le groupe des *Agalma*.

Schefflera umbellata (*Sciadophyllum umbellatum* N. E. Brown, *Trans. Linn. Soc.*, sér. 2, vol. IV, part. I, p. 32, 1901).

Cette espèce est voisine du *Schefflera coriacea* March., l'inflorescence étant une ombelle composée. Les feuilles ont 6-8 folioles coriaces oblongues lancéolées aiguës, cunéiformes à la base. Les fleurs ont des pédicelles beaucoup plus courts que dans le *Schefflera coriacea*, le calice forme au-dessus de l'ovaire un rebord annulaire non ou à peine denté ; les pétales ovales, aigus, sont au nombre de 5 ainsi que les étamines.

L'ovaire est formé de 3 à 5 carpelles, les styles sont soudés en une longue colonne de 3 millimètres de long légèrement 3-5 fide au sommet. — (Guyanne).

Schefflera japurensis Harms, *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 (*Scia-*

dophyllum japurense Mart. et Zucc. mss. ; March. *Flora Brasil.*, vol. XI, part. I, p. 243, pl. LXIX).

Feuilles à 5-6 folioles elliptiques, velues sur la face inférieure. Fleurs réunies en une ombelle composée : l'ombelle terminale comprend de 7 à 10 ombelles, de 3 à 5 fleurs. Les fruits seuls sont connus; ce sont des drupes globuleuses comptant de 3 à 5 noyaux couronnés par autant de styles soudés à la base et recurvés au sommet et sur lesquelles on distingue encore les cinq dents aiguës, nettement marquées, du calice. — (Brésil).

Schefflera myriantha Drake del Castillo, *Morot Journ. de Bot.*, 1897, n° 1, p. 3 ; *Cussonia myriantha* Baker, *Journ. Linn. Soc.*, XX, p. 157 ; *Schefflera Humblotii* Harms, in Engl. *Nat. Pflanzenf.*, III, 8, p. 38 et *Pflanzenw. Ost Afrikas*, C, p. 297.

Arbre à feuilles glabres, à sept folioles oblongues; coriaces ; inflorescence en ombelle composée ; fleurs avec calice formant sur l'ovaire un rebord sans dents distinctes ; anthères oblongues ; filets courts; ovaire biloculaire (?) orbiculaire, style court et entier. — (Madagascar).

Schefflera polysciadia Harms, in Engler *Pflanzenwelt Ost Afrikas der Nachbargebiete*, Th. C, p. 297, 1895.

L'inflorescence de cette espèce est une ombelle composée comme dans le *Schefflera myriantha* dont elle est très voisine. L'ovaire est à 5-6 loges et les styles sont libres vers le sommet. — (Kilimandjaro, régions des grands lacs).

Schefflera Humblotiana Drake del Castillo, in Morot, *Journ. de Bot.*, XI, p. 3, 1897.

Arbrisseau bien caractérisé par ses feuilles à 7 folioles coriaces, linéaires-lancéolées (30-40 centimètres de long et 3 centimètres de large). Les fleurs, en ombelles composées, ont un ovaire à 5 loges surmonté de 5 styles courts. — (Madagascar).

Schefflera Balansæana H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 142.

Ce *Schefflera* est un arbre de 6 à 8 mètres de haut; il est facilement reconnaissable par ses folioles de forme très caractéris-

tique. Ces feuilles ont un pétiole de 9 à 15 centimètres de long, pourvu de stipules embrassantes, soudées, et sont trifoliolées. Les folioles coriaces sont obovales, longuement atténuées en coin sur le pétiolule, arrondies vers le haut et présentant un petit acumen au sommet. L'axe principal d'inflorescence porte quelques longs rameaux secondaires qui sont des ombelles composées, c'est-à-dire qu'ils présentent à leur extrémité un verticille d'ombelles. Ces ombelles ont un pédoncule de 4 à 5 centimètres de long et montrent un petit nombre de fruits (on n'a pas récolté d'échantillons fleuris) très courtement pédicellés. Ces fruits, deux fois plus longs que leur pédicelle, ont environ 8 millimètres de long; ils sont en général formés de trois carpelles et surmontés d'autant de styles soudés sur à peu près la moitié de leur longueur. — (Nouvelle-Calédonie).

Schefflera Cussoniæ H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 143.

Cette espèce est caractérisée par ses feuilles dont le pétiole, de 10-12 centimètres de long, porte cinq folioles épaisses, très coriaces, obovales, oblongues, obtuses au sommet, entières à bords révolutés. L'inflorescence est une ombelle composée : l'axe principal, de 3-4 centimètres de long, se termine par 5-10 ombelles longuement pédonculées (6 centimètres) ; les fruits ovoïdes, portés sur un pédicelle de 5-6 millimètres de long, ont environ 7 millimètres de long et sont trigones ; ils ne comptent que 3 carpelles et sont surmontés par 3 styles soudés seulement sur une partie de leur longueur. — (Nouvelle-Calédonie).

Schefflera Golip H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 142.

Cette espèce a des feuilles à pétiole épais, de 16 centimètres de long, couvert de nombreuses lenticelles, et montrant des stipules soudées en une lame concave ; ces feuilles ont jusqu'à 11 folioles à pétiolule de 2 à 3 centimètres de long et à limbe atténué à la base, obtus au sommet, oblong, entier, de 10 à 12 centimètres de long, sur 3 à 5 centimètres de large. La nervure médiane est fortement saillante sur la face inférieure ; il y a de très nombreuses nervures secondaires rapprochées, peu saillantes, sensiblement parallèles jusqu'au bord du limbe, et s'anastomosant par les ramifications de la nervure intermédiaire qui s'observe entre

deux nervures secondaires successives. L'inflorescence est une ombelle composée. L'axe principal est très court, les rayons ont de 3 à 4 centimètres et se terminent chacun par une ombelle d'une vingtaine de fleurs. Ces fleurs ont un pédoncule très court (de 2 à 3 millimètres) et très épais. Le calice forme un repli membraneux et ondulé, bien développé au-dessus de l'ovaire. Les 5 pétales sont épais et pourvus d'une carène médiane externe; les 5 étamines ont un filet épais, aminci vers l'extrémité et portant une anthère ovoïde. L'ovaire a 8-9 carpelles et autant de styles soudés en une courte colonne, le disque forme un anneau bombé autour de la colonne stylaire.

Distribution. — Ile Lifu (Deplanche n° 26; Thiébault n° 283; nom indigène : *Golip*).

Schefflera Emiliana H. Bn., *loc. cit.*, p. 143.

Cette espèce est un petit arbre de 3 mètres de haut environ; elle est caractérisée par ses feuilles à pétiole épais, de 12 à 15 centimètres de long à folioles pétiolulées ovales-oblongues (8-9 centimètres de long, 3-4 centimètres de large) et arrondies au sommet, entières, très épaisses, glabres. L'inflorescence comprend un axe principal court portant de longs rameaux (12 centimètres) terminés chacun par une dizaine d'ombelles longuement pédonculées (longueur du pédoncule, 5 centimètres), chaque ombelle comprenant une dizaine de fleurs très petites, pédicellées. Mais, il y a en outre une dizaine de fleurs grandes, fertiles, longuement pédicellées (3 centimètres) situées directement sur les longs rameaux. Chacun des trois rameaux de l'inflorescence se termine donc par une ombelle simple de fleurs fertiles et est en même temps une ombelle composée de fleurs plus petites. Les grandes fleurs du centre ont un calice formant un repli nettement développé au-dessus de l'ovaire, une corolle formée de sépales épais et charnus et un androcée dont les anthères ovoïdes s'ouvrent nettement par deux fentes longitudinales. Ces fleurs seules se développent en fruits ovales de 10 millimètres de long sur 6 à 7 millimètres de large; ils contiennent 5 graines et sont couronnés par 5 styles soudés sur la moitié de leur longueur, recourbés vers l'extérieur dans leur partie libre et couronnés de papilles stigmatiques. Les petites fleurs sont remar-

quables par leur calice bien développé, leurs petites anthères ; l'ovaire y est rudimentaire. — (Nouvelle-Calédonie ; Hautes-Montagnes.)

Schefflera affinis H. Bn., in *Adansonia*, XII, p. 141.

Cette espèce est un arbre d'une dizaine de mètres de hauteur; les feuilles ont un pétiole épais, d'une vingtaine de centimètres de long en moyenne, à la base duquel se trouvent deux stipules soudées, bien développées ; les folioles, au nombre de 10, ont un pétiolule de 3 à 4 centimètres de long et un limbe ovale-oblong généralement trois fois plus long que large, atténué vers le bas, arrondi ou légèrement aigu au sommet. Ce limbe, entièrement glabre, est luisant à la face supérieure, et présente de très nombreuses nervures secondaires, également saillantes sur les deux faces et sensiblement parallèles. Vers l'extrémité des rameaux se trouve l'inflorescence qui débute par un axe principal très court, épais de 1 à 2 centimètres de long; cet axe porte, insérés au même niveau, trois forts rameaux de 7 à 8 centimètres de long qui portent eux-mêmes, disposées en ombelles, 6-7 ombelles de fleurs. Ces ombelles à pédoncule fort, de 6 centimètres de long en moyenne ; on ne connaît que des échantillons fructifiés ; les drupes au nombre de 5 ou 6 par ombelle ont un pédoncule très court de $0^{cm},5$ environ; elles sont de très grande taille puisque leur diamètre dépasse un centimètre ; elles sont globuleuses avec un disque légèrement surélevé couronné par un style indivis, conique de 2 à 3 millimètres de long.

Cette espèce se rapproche de celles du groupe des *Agalma* par le style indivis, qui est toutefois beaucoup plus court relativement à la taille de la drupe. Elle forme la transition entre ces espèces et celles que nous étudions maintenant, dont elles ne peuvent être séparées à cause de la forme si spéciale de l'inflorescence.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie, forêts situées au N.-E. de la Conception, vers 400 mètres d'altitude (Balansa n° 2217).

Schefflera Marcellana H. Bn., in *Adansonia*, XII, p. 140.

La *S. Marcellana* est un arbrisseau de 6 à 8 mètres, très voisin du précédent par les feuilles, notamment par la forme

des folioles et leur nervation serrée. L'inflorescence est du même type, c'est une sorte d'ombelle composée : les rameaux de second ordre portent à leur extrémité un certain nombre d'ombelles et entre les pédoncules de ces ombelles encore en fleurs, de grosses drupes courtement pédicellées; ces drupes, ici, sont allongées, de 2 centimètres de long environ avec un disque conique surélevé, couronné par les stigmates; les styles sont nuls. Les fleurs ont 5 pétales valvaires, charnus, 5 étamines introrses à 4 sacs polliniques insérées sous un rebord du disque ; l'ovaire est formé par 6 carpelles. (Nouvelle-Calédonie ; entre *Néoua* et le *Mont Mi* ; Balansa, n° 972).

Schefflera crassipes H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 144.

Le *Schefflera crassipes* est un arbre de 6 à 8 mètres de haut, à feuilles trifoliolées et parfois unifoliolées ; la longueur du pétiole est de 5 à 8 centimètres. Le limbe coriace a la consistance, la nervation du *Schefflera Emiliana* ; il est obovale, obtus au sommet, atténué à la base à bord révoluté ; il atteint 9-10 centimètres de long et 6 centimètres de large. Les fleurs sont inconnues ; les fruits, groupés en ombelles par trois ou quatre, sont presque sessiles, ovoïdes, de 1 centimètre de long environ. Ils contiennent 5 noyaux et sont surmontés par le calice persistant, par un disque conique et par 5 stigmates globuleux (Nouvelle-Calédonie, *Mont Humboldt*, Balansa, n° 3385).

Schefflera elongata H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 144.

Cette espèce, voisine de la précédente, est un arbre de 6 à 8 mètres de haut; les feuilles, quinquefoliolées en général, ont un pétiole de 10 à 12 centimètres de long ; les folioles pétiolulées ont un limbe oblong-obovale, arrondi au sommet, atténué à la base, coriace, à bords révolutés. L'inflorescence est une ombelle composée; la fleur est inconnue ; chaque rayon principal porte de 6 à 10 fruits très allongés, trois fois plus longs que larges (1^{cm},5 de long et 5 millimètres de large) qui permettent de distinguer cette espèce de toutes les autres ; ces fruits ont 3 noyaux et sont surmontés de 3 styles soudés vers la base.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (Mont *Penari*, Balansa, n° 3387).

Schefflera Andræana H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 141.

Dans cette espèce, qui est un arbre d'une dizaine de mètres de haut, les feuilles, à 7 ou 8 folioles, ont un pétiole épais ; les folioles ont un limbe oblong-allongé, atténué à la base, aigu (24 centimètres de long et 7 centimètres de large) avec de nombreuses nervures secondaires à peu près parallèles. L'inflorescence est une ombelle composée à 3 degrés : elle comprend 4 gros rayons principaux qui portent eux-mêmes 8 ombelles longuement pédonculées ; les fleurs ont un calice mince, à 5 dents, une corolle avec 5 pétales épais, charnus, pourvus d'une crête médiane, 5 étamines à anthères oblongues pourvues de 4 sacs polliniques et s'ouvrant par deux fentes longitudinales ; l'ovaire, qui compte jusqu'à 10 carpelles, est surmonté de longs styles presque soudés. Les fruits sont globuleux. Il existe une variété *costata* H. Bn., mss. (n° 2216, Balansa), dont les folioles de 15 centimètres de long et 8 centimètres de large, sont arrondies ou émarginées au sommet, arrondies ou brusquement rétrécies vers la base. — Le type a été trouvé près de Nouméa (*Ferme modèle*) et la variété dans les forêts au sud de *Canala* vers 700 mètres d'altitude.

Schefflera Pancheri H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 144.

Sous le nom de *Schefflera Pancheri*, Baillon avait, je crois, distingué plusieurs espèces qui ne peuvent être réunies. Le n° 634 de l'herbier Vieillard, étiqueté *S. Pancheri* var. *Vieillardi* de la main de Baillon, mérite bien, par ses caractères, d'être rangé dans le genre.

C'est un arbre dont les feuilles ont un pétiole court de 7 à 10 centimètres de long avec 4 à 6 folioles ; ces folioles ont un pétiolule de 2 à 3 centimètres de long et un limbe oblong, atténué vers le bas, obtus ou retus à l'extrémité, sinueux sur les bords, coriaces, de 8 centimètres de long sur 4 centimètres de large, avec de nombreuses nervures secondaires parallèles et entre deux nervures secondaires, une nervure intermédiaire ramifiée et présentant de nombreuses anastomoses avec les nervures voisines. L'inflorescence comprend un axe principal court, portant 3 gros rameaux qui sont des ombelles composées. A l'extrémité de ces rameaux se trouvent, en effet, des

ombelles portées sur un pédoncule de 4 centimètres de long et aussi de gros fruits portés sur un pédoncule de 1^{cm},5 à 2 centimètres. Les ombelles ont une quinzaine de fleurs ; ces fleurs ont un calice bien développé à bords onduleux, un androcée dont les étamines ont des anthères à 4 sacs polliniques, un ovaire réduit surmonté de styles longs, complètement soudés. Les gros fruits globuleux, de 7 millimètres de diamètre, ont un disque plan et des styles assez courts complètement soudés.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (bois de montagnes ; Balade ; Vieillard, n° 634).

Schefflera Nono H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 141.

Cette espèce est un arbrisseau dont les feuilles longuement pétiolées ont 5-7 folioles glabres à limbe entier, membraneux, oblong, arrondies ou échancrées au sommet. La fleur en est inconnue. L'inflorescence est grande et lâche ; c'est une ombelle composée, l'axe principal ou les axes principaux situés à l'extrémité des rameaux sont grêles et longs (15 à 20 centimètres) et ont à leur extrémité 3 ou 4 rameaux qui portent plus ou moins groupés vers l'extrémité un certain nombre d'ombelles longuement pédonculées, les fruits à pédicelle de 1 centimètre de long environ sont de petites drupes à peu près sphériques, à disques peu développés et portent 5 styles soudés sur la moitié de leur longueur.

Distribution. — *Nouvelle-Calédonie* : Forêts situées au-dessus de la *Ferme modèle*, vers 300 mètres d'altitude.

Schefflera Gabriellæ H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 144.

Les feuilles ont un pétiole de 25 centimètres de long environ et 8 folioles à pétiolule de 5 centimètres de long ; ces folioles ont un limbe oblong ou ovale, lancéolé, aigu, d'environ 21 centimètres de long et 7 centimètres de large. L'inflorescence comprend un petit nombre d'axes qui sont des ombelles composées ; les rayons principaux, au nombre d'une vingtaine environ, portent une ombelle formée de nombreuses fleurs ; celles-ci ont un calice bien développé et un ovaire de dix carpelles.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (commun, dans les bois humides des vallées).

Schefflera cerifera Harms, in Schlechter, Beitr. z. Kenntn. der Flora von Neu-Kaledonien; *Engl. Jahrb.*, XXXIX, p. 212.

Cette espèce voisine des précédentes a des fleurs dont l'ovaire 5 carpellé est surmonté de styles soudés sur la moitié de leur longueur. Elle est nettement caractérisée par son inflorescence pourvue d'un revêtement cireux, caractère exceptionnel dans la famille (Nouvelle-Calédonie, *Baie du Sud*).

Schefflera pachyphylla Harms, *loc. cit.*, p. 212.

Ce *Schefflera* a des feuilles trifoliolées à folioles obovales, extrêmement épaisses et coriaces. Les fleurs ont un ovaire à 5 carpelles et autant de styles soudés seulement vers la base. — (Nouvelle-Calédonie).

Schefflera Schlechteri Harms, in Schlechter, Beitr. z. Kenntn. der Flora von Neu-Kaledonien; *Engl. Jahrb.*, XXXIX, p. 213.

Cette espèce à feuilles 3-5 foliolées est, d'après Harms, voisine du *S. Balansæana*; elle en diffère par la consistance et la forme du limbe. L'ovaire compte 2 ou 3 carpelles, les styles sont soudés vers la base. Cette espèce se rapproche beaucoup des *Schefflera elongata* et *crassipes*; elle diffère du premier par ses fruits moins allongés, ses folioles plus petites, plus longuement atténuées, et du second, par ses fruits longuement pédonculés et par ses folioles beaucoup plus petites. — (Nouvelle-Calédonie).

Il me reste à examiner deux espèces décrites par Baillon comme ayant des fleurs en grappes (1)

Schefflera candelabrum H. Bn., *loc. cit.*, p. 145 et 146.

H. Baillon a établi cette espèce sur un échantillon de l'herbier du Muséum récolté par Balansa. « C'est, dit-il, un arbre ramifié, de 6 à 10 mètres de hauteur. Les feuilles digitées sont formées de 8 folioles oblongues et pétiolulées. Les très petites fleurs, non articulées, ont 5 pétales valvaires (rougeâtres sur le sec), et 5 étamines à anthères courtes. Leur ovaire est à 5 loges, surmonté de 5 petits styles, dressés, obtus,

(1) Je ne parlerai pas du *Sciadophyllum Burchellianum* H. Bn. (Adans. XII, p. 147), espèce très incertaine. J'aurai pu ajouter à l'espèce précédente le *Schefflera Baillonii* (= *Gastonia Heptapleurum* H. Bn., *Adans.* XII, p. 166).

libres. » Toutes ces fleurs sont *disposées en grappes*. J'ajouterai que l'axe portant les fleurs, que les pédicelles floraux et le calice sont velus et qu'enfin le calice dans sa partie libre est divisé en 5 sépales aigus.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (Balansa, n° 973 *a*, Forêts situées près du *Chapeau* au-dessus de la *Ferme* modèle).

Schefflera pseudo-candelabrum nov. sp.

Baillon fait rentrer dans l'espèce précédente un autre échantillon récolté par Balansa. Cette plante est semblable à la précédente par les feuilles et par l'aspect général de son inflorescence ; l'axe principal allongé, porte, régulièrement espacés, de longs rameaux secondaires; mais, ces rameaux secondaires, au lieu de porter des grappes, sont couverts de petites ombelles. Ces ombelles ont un pédoncule très court, de 3 millimètres environ, et ont presque toutes trois fruits insérés au même point à leur extrémité.

On pourrait objecter, pour justifier la manière de voir de Baillon, que ces ombelles correspondent aux grappes fructifiées de l'espèce précédente, dans lesquelles les fleurs latérales seraient tombées. Cette objection ne saurait subsister, tout d'abord parce que les ombelles ont un pédoncule beaucoup plus court que l'axe portant les fleurs du *Schefflera candelabrum* et que, de plus, dans cette dernière espèce, les fleurs sont insérées sur tout le rameau suivant une spirale, même à l'extrémité. On ne peut non plus penser que ces petites ombelles correspondent à la base des grappes du *Schefflera candelabrum* puisque jamais les fleurs n'y sont verticillées.

Reste à savoir si nous ne nous trouvons pas en présence d'une espèce à fleurs polygames dans laquelle les fleurs mâles seraient en grappes et les fleurs femelles en ombelles. Aucune indication manuscrite de Balansa ne permet de faire cette supposition : dans les grappes du *Schefflera candelabrum* à l'extrémité on trouve des fleurs très jeunes, tandis que vers la base, les fleurs ont perdu leurs étamines et leurs pétales, alors que les loges ovariennes sont très nettes. Les échantillons ne proviennent pas de la même localité. Rien n'autorise donc à penser que les échantillons décrits correspondent à une espèce polygame.

Je crois donc qu'il y a lieu, jusqu'à plus ample information, de considérer l'échantillon 973 de Balansa comme une espèce nouvelle *Schefflera pseudo-candelabrum* voisine de la précédente mais en différant par ses fleurs (ou fruits) en ombelles pauciflores.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (n° 973, *Balansa*; forêts situées entre le village canaque de *Neoua* et le Mont *Mi*).

Schefflera Vieillardi H. Bn., *Adansonia*, XII, p. 146.

Cette espèce est voisine du *Schefflera candelabrum*. Le pétiole, long d'environ 30 centimètres, est dilaté vers la base où il est revêtu d'un véritable feutrage de petits filaments raides, un peu comme des tiges d'*Echinopanax*. Les folioles, au nombre de 12, sont lancéolées, de 21 centimètres de longueur sur 4 centimètres de largeur, s'amincissant graduellement à partir de leur tiers antérieur sur un pétiolule presque nul; elles sont coriaces, aiguës à l'extrémité, les nervures secondaires, au nombre de 15 à 20 de chaque côté de la nervure principale, se divisent en 2 branches qui s'anastomosent assez loin des bords du limbe; il y a plusieurs nervures intermédiaires entre 2 nervures secondaires.

L'inflorescence ressemble à celle du *Schefflera candelabrum*. L'axe d'inflorescence, très long, porte latéralement des axes rigides qui sont des grappes simples ou plutôt des épis, de fleurs, car, à l'aisselle de petites bractées se trouvent des fleurs presque sessiles. La corolle et les étamines sont inconnues; l'ovaire est surmonté d'un calice à rebord entier, il est conique dans sa partie libre au-dessus du calice et a 5 styles soudés sur la moitié de leur longueur.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (Hautes montagnes, près de *Balade*, Vieillard, n° 623).

Le *Schefflera candelabrum* et le *Schefflera Vieillardi*, remarquables par leurs fleurs en grappes, se rapprochent des quelques espèces à fleurs en grappes, citées plus haut (p. 332) mais dont les styles sont complètement soudés.

Caractères anatomiques.

1. **Tige**. — J'ai déjà indiqué dans ses grandes lignes la

structure de la tige dans un certain nombre d'espèces (1). Dans aucune espèce, et en cela Güssow est d'accord avec moi, il n'existe de faisceaux cribrovasculaires dans la moelle. Les *Schefflera* présentent en somme la structure typique de tige d'un grand nombre d'Araliacées.

L'épiderme, toujours simple, est revêtu d'une cuticule plus ou moins développée suivant les espèces ; cette cuticule est particulièrement épaisse, présente des crêtes et des ornements dans le *Schefflera Pes avis*.

Le liège est toujours d'origine sous-épidermique ; il différencie fréquemment dans sa partie profonde de grosses cellules scléreuses à lumière étroite et communiquant entre elles par des perforations (*Schefflera subulata*, *Schefflera Balansæana*, *Schefflera leucantha*, *Schefflera polybotrya*, etc.). Je n'ai point observé de ces cellules dans les *Schefflera abyssinica* et *Schefflera Volkensii*.

L'écorce présente toujours une couche collenchymateuse

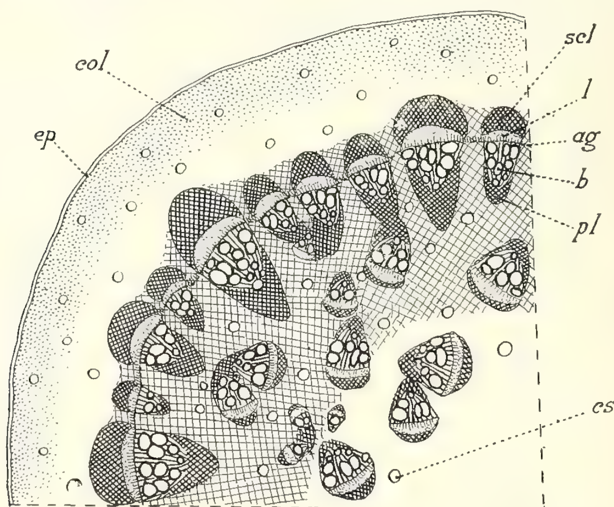


Fig. 6. — Schéma d'une coupe transversale de tige du *Schefflera octophylla*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *cs*, canaux sécréteurs ; *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *b*, bois ; *ag*, assise génératrice ; *l*, liber ; *scl*, fibres péricycliques.

externe plus ou moins développée et dépourvue de canaux sécréteurs. Ceux-ci, de diamètre assez réduit, se rencontrent dans la zone profonde parenchymateuse.

Formée d'un petit nombre d'assises de cellules dans le *Schef-*

(1) R. Viguier, *loc. cit.*, p. 84.

flera subulata et dans le *Schefflera stellata*, l'écorce atteint une assez grande épaisseur dans le *Schefflera Balansæana* et surtout dans les *Schefflera abyssinica* et *Volkensii*.

On peut observer dans l'écorce de quelques espèces, notamment dans les *Schefflera leucantha*, *Schefflera alongensis*, *Schefflera polybotrya*, des faisceaux libéroligneux recouverts d'un arc fibreux supralibérien, qui semblent la parcourir sur toute la longueur d'un entre-nœud pour pénétrer dans la feuille supérieure.

Dans presque toutes les espèces, on observe dans l'écorce des mâcles en oursins d'oxalate de calcium ; celles-ci sont particulièrement abondantes dans le *Schefflera Pes avis* où elles occupent des cellules beaucoup plus grandes que leurs voisines.

Le péricycle différencie de place en place des arcs ou des îlots de fibres : ceux-ci sont épais dans les *Schefflera subulata*, *Schefflera elliptica*, *Schefflera abyssinica*, ou au contraire extrêmement réduits, formant une ou deux assises de cellules dans les *Schefflera Balansæana*, *Schefflera Pes avis*, *Schefflera leucantha*, *Schefflera alongensis* Les fibres ont en général une lumière réduite ; dans le *Schefflera Baillonii* (*Gastonia Heptapleurum* H. Bn.) les îlots fibreux sont en général formés de deux assises de cellules à parois minces.

Je ne dirai rien de la structure du liber, fort mal conservé dans ces échantillons d'herbier ; j'ai constaté la présence de canaux sécréteurs dans le liber secondaire d'un assez grand nombre d'espèces (*Schefflera subulata*, *Schefflera leucantha*, *Schefflera alongensis*, *Schefflera abyssinica*, *Schefflera Volkensii*, etc.). La présence de ces canaux est peut-être même générale ; ceux-ci sont tantôt très petits, à peine visibles en coupe, tantôt grands, d'un diamètre supérieur à celui des cellules voisines (*Schefflera alongensis*, *Schefflera subulata*) ; ils peuvent être peu nombreux et irrégulièrement répartis dans le liber, ou disposés régulièrement en cercles concentriques (*Schefflera Volkensii*).

La structure du bois secondaire varie d'une espèce à l'autre et peut fournir des caractères intéressants.

Les vaisseaux sont presque tous isolés, peu nombreux et épars dans le *Schefflera subulata* ; ils présentent la même disposition dans le *Schefflera parasitica* et dans le *Schefflera leucantha* ; dans cette dernière espèce ils sont fréquemment groupés par deux. Dans

les autres espèces, ils forment plus souvent des séries radiales de cinq, six, huit vaisseaux; peu nombreux dans le *Schefflera Volkensii* qui se rapproche des précédents, ils sont très abondants dans certaines espèces comme dans les *Schefflera abyssinica* et surtout dans le *Schefflera aromatica*. Leur diamètre est en général de 200 à 300 μ et peut atteindre un demi-millimètre dans le *Schefflera rigida*. Les fibres ont toujours des parois épaisses et une lumière parfois très réduite; elles ont une section rectangulaire, des parois minces et une large lumière dans le *Schefflera aromatica*. Les rayons sont formés de 1 à 3 séries de cellules allongées radialement, à membranes épaisses et perforées, sauf dans le *Schefflera aromatica* et le *Schefflera rigida* dont les cellules ont des parois très minces et peuvent, surtout dans la dernière espèce, former cinq ou six rangées.

En section longitudinale, les vaisseaux montrent une ornementation réticulée à ponctuation très allongée transversalement (*Schefflera aromatica*) ou peu allongée, plus ou moins elliptique (*Schefflera rigida*).

La zone périmédullaire est en général lignifiée : dans certaines espèces, comme le *Schefflera subulata*, elle forme un anneau épais de fibres semblables à celles du bois secondaire ; ailleurs (*Schefflera leucantha*, *Schefflera alongensis*, *Schefflera Balansæana*, etc.), elle différencie des paquets de fibres au milieu de cellules lignifiées différentes par leur forme des cellules de la moelle.

La moelle peut être entièrement cellulosique (*Schefflera polybotrya*, *Schefflera elliptica*, *Schefflera stellata*, *Schefflera Balansæana*), ou entièrement lignifiée, formée d'un parenchyme de cellules à parois épaisses et ponctuées (*Schefflera alongensis*, *Schefflera abyssinica*, *Schefflera Pes avis*, etc.). Les parois, cellulosiques dans les jeunes rameaux, se lignifient généralement dans les rameaux âgés.

Les canaux sécréteurs peuvent se montrer, en section transversale, épars dans la moelle; c'est le cas des *Schefflera elliptica*, *S. polybotrya*, *S. parasitica*, *S. abyssinica*, *S. alongensis*, ou former un cercle à la périphérie comme c'est le cas dans les *Schefflera leucantha*, *Schefflera subulata*, *Schefflera Pes avis*, *Schefflera octophylla*. Enfin, dans le *Schefflera Baillonii*, la moelle semble être dépourvue de canaux sécréteurs.

J'ai déjà insisté dans mon précédent Mémoire sur la structure du pétiole des différentes espèces de *Schefflera* : sous l'épiderme il existe toujours une couche collenchymateuse interrompue seulement vis-à-vis des stomates; cette couche collenchymateuse est parfois pourvue de canaux sécréteurs (*Schefflera abyssinica*, *Schefflera Mannii*, *Schefflera Volkensii*, *Schefflera Khasiana*,

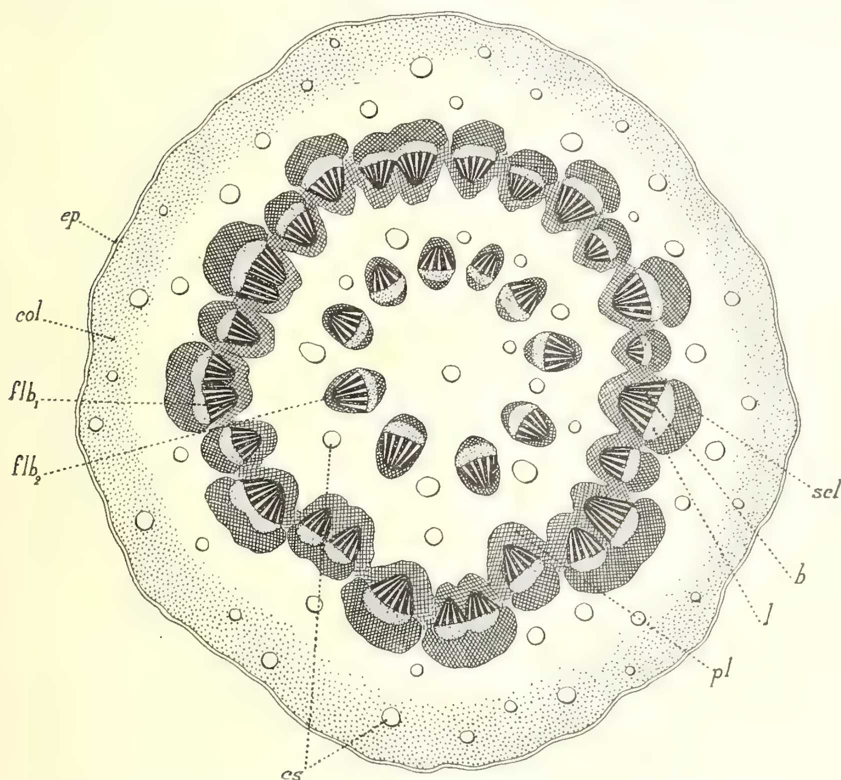


Fig. 7. — Schéma d'une coupe transversale du pétiole du *Schefflera Volkensii*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *flb*$_1$, faisceaux normaux ; *flb*$_2$, faisceaux inverses ; *pl*, fibres péridermiques ; *l*, liber ; *b*, bois.

Schefflera Pes avis, *Schefflera Cussoniæ*, *Schefflera octophylla*), d'autres espèces sont dépourvues de canaux sécréteurs dans le collenchyme (*Schefflera stellata*, *Schefflera actinophylla*, *Schefflera elliptica*, *Schefflera aromatica*, *Schefflera rigida*, etc.). En dedans de ce collenchyme se trouve une couche de parenchyme pourvue généralement de canaux sécréteurs.

Je ne reviendrai pas sur la disposition des faisceaux libéroligneux dans le pétiole des *Schefflera octophylla*, *Schefflera*

Mannii, *Schefflera Volkensii*, *Schefflera abyssinica*, *Schefflera rigida*, *Schefflera aromatica*, *Schefflera elliptica*, *Schefflera Wallichiana*, *Schefflera myriantha*, *Schefflera stellata*, *Schefflera*

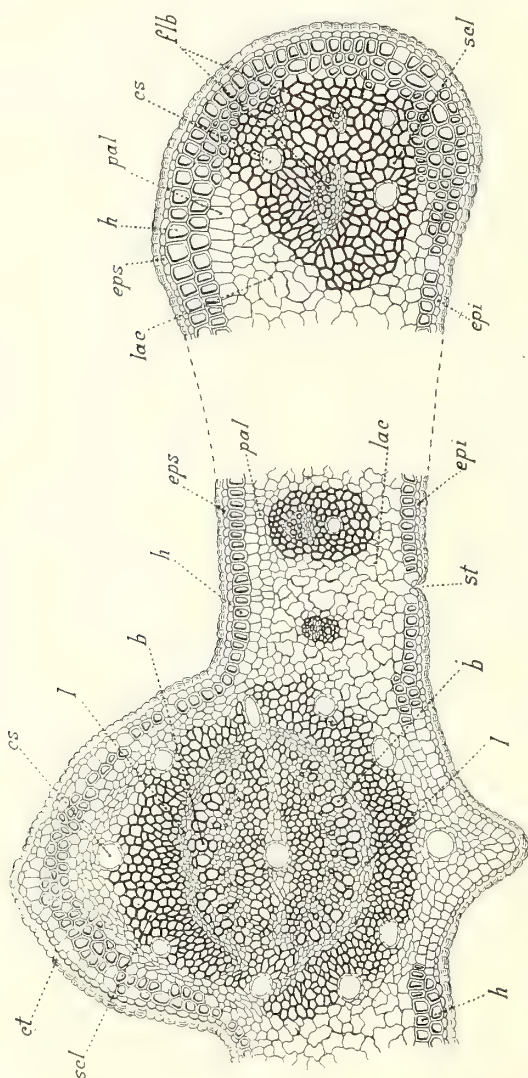


Fig. 8. — *Schefflera Humblotiana*, coupe transversale du limbe. — *ct*, cuticule ; *scl*, sclérenchyme ; *h*, exoderme lignifié ; *l*, liber, *b*, bois ; *st*, stomate ; *eps*, épiderme supérieur ; *epi*, épiderme inférieur ; *flb*, faisceau libéroligneux ; *cs*, canaux sécréteurs ; *pal*, tissu palissadique ; *lac*, tissu lacuneux.

actinophylla que j'ai déjà étudiés, auxquels on peut ajouter le *Schefflera Pes avis*. Dans le *Schefflera Balansæana* on observe, en dedans d'un cercle externe de faisceaux séparés les uns des autres mais recouverts d'un anneau fibreux continu, un cercle interne de faisceaux inverses ; en dedans se trouvent ce cercle

interne de grands canaux sécréteurs formant un cercle, puis quelques faisceaux normalement orientés et enfin, tout à fait au centre, trois ou quatre grands canaux sécréteurs. La même disposition se retrouve dans le *Schefflera Cussoniæ* dans lequel les faisceaux du centre sont entourés par une assise de cellules différenciées. Cette disposition est celle que nous retrouvons dans le pétiole des *Dizygotheca.*

La structure du limbe offre un certain nombre de variations qu'il est intéressant de signaler.

Suivant les espèces, le limbe est membraneux ou plus ou moins coriace. Le tableau suivant donne l'épaisseur moyenne du limbe dans un certain nombre d'espèces.

Schefflera octophylla	180 µ.
— *incisa*	180 µ.
— *alongensis*	180 µ.
— *elliptica*	200 µ.
— *minahasæ*	200 µ.
— *actinophylla*	225 µ.
— *affinis*	240 µ.
— *Pes avis*	270 µ.
— *Mannii*	280 µ.
— *rigida*	300 µ.
— *Cephalotes*	300 µ.
— *Koordersii*	310 µ.
— *Marcellana*	330 µ.
— *Wallichiana*	330 µ.
— *Humblotiona*	360 µ.
— *Abyssinica*	360 µ.
— *Volkensii*	390 µ.
— *tunkinensis*	390 µ.
— *Cussoniæ*	540 µ.
— *Emiliana*	700 µ.

L'épiderme supérieur est formé de cellules à contour polygonal et est toujours dépourvu de stomates. En section transversale les cellules sont généralement tabulaires (*Schefflera actinophylla*, 30 µ/10 µ, *Schefflera elliptica* 40-50 µ/15 µ, *Schefflera Pes avis*, 30 µ/15 µ; *Schefflera tunkinensis* 30-35 µ/15 : *Schefflera affinis*, 30-35 µ/20 µ; *Schefflera Nono* 30 µ/15 µ; *Schefflera octophylla* 25-30 µ/15 µ; *Schefflera rigida*, 25 µ/15 µ; *Schefflera*

Mannii 15-25 μ/10-12 μ; *Schefflera Wallichiana*, 25-30 μ/10-12 μ) ou à peu près aussi hautes que larges (*Schefflera Koordersii*, 10 μ; *Schefflera Marcellana*, *Schefflera abyssinica*, et *Schefflera Cephalotes*, 15 μ), mais peuvent être plus hautes que larges (*Schefflera Emiliana*, 45 μ de haut et 25 à 30 μ de large. Elles sont en général recouvertes d'une cuticule lisse, épaisse de 4 à 5 μ environ. Cette cuticule atteint parfois une épaisseur

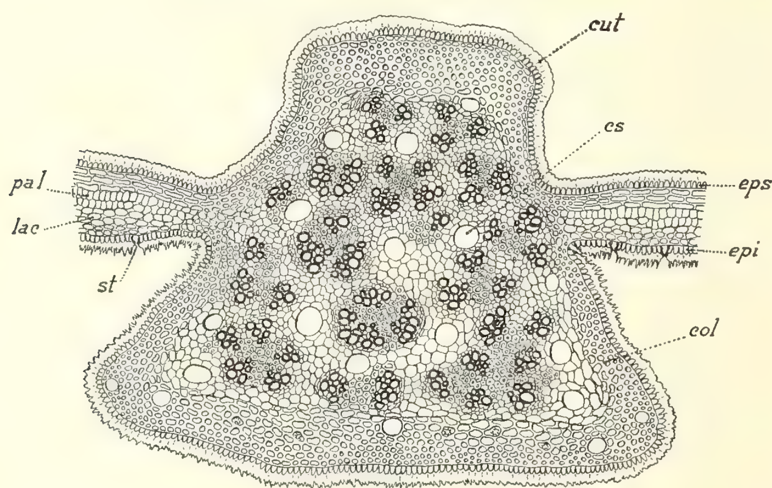


Fig. 9. — *Schefflera Cephalotes*, portion d'une coupe transversale de limbe. — *cut*, cuticule; *eps*, épiderme supérieur; *epi*, épiderme inférieur; *st*, stomates; *col*, collenchyme; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux.

considérable (*Schefflera Koordersii*, 15 à 20 μ; *Schefflera Marcellana*, 20 μ; *Schefflera Cephalotes*, 25-30 μ; *Schefflera Emiliana*, plus de 30 μ), sa hauteur dépassant alors presque toujours celle de la cellule épidermique. Les parois latérales des cellules de l'épiderme ne sont en général ni épaissies ni cutinisées, à l'exception de quelques espèces (*Schefflera Emiliana*, *Schefflera tunkinensis*).

Sous l'épiderme supérieur se trouve toujours un exoderme différencié formé de cellules à parois épaissies, et le plus souvent complètement dépourvu de chlorophylle. Cet exoderme est constitué par une (*Schefflera octophylla*, *Schefflera incisa*, *Schefflera Volkensii*, *Schefflera stellata*, *Schefflera elliptica*, *Schefflera rigida*, *Schefflera aromatica*, *Schefflera versimiliter*, *Schefflera emarginata*, deux (*Schefflera Mannii*, *Schefflera Balan-

sæana, *Schefflera Wallichiana*, *Schefflera affinis*), trois (*Schefflera Cussoniæ*, *Schefflera tunkinensis*, *Schefflera Cephalotes*, *Schefflera*

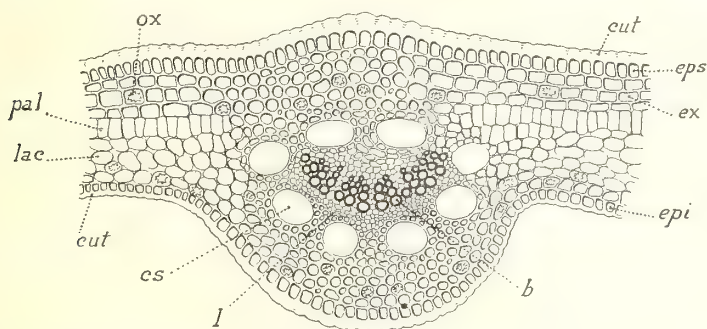


Fig. 10. — *Schefflera Emiliana*, portion d'une coupe transversale de limbe; *cut*, cuticule; *eps*, épiderme supérieur; *epi*, épiderme inférieur; *cs*, canaux sécréteurs; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux; *ox*, mâcles d'oxalate de calcium; *b*, bois; *l*, liber.

Emiliana) ou même quatre, cinq (*Schefflera Koordersii*) assises différenciées. Ces cellules exodermiques sont généralement tabulaires, souvent beaucoup plus longues que hautes (dans le

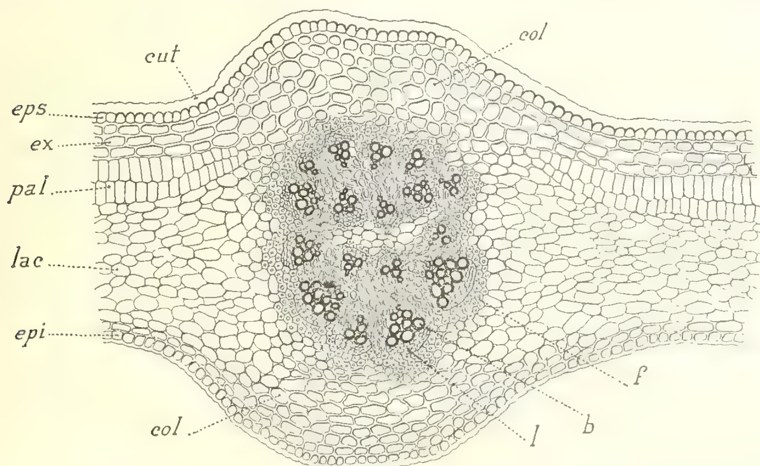


Fig. 11. — *Schefflera Cussoniæ*, portion d'une coupe transversale de limbe. — *cut*, cuticule; *eps*, épiderme supérieur; *epi*, épiderme inférieur; *ex*, exoderme; *col*, collenchyme; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux; *l*, liber; *b*, bois; *f*, fibres.

Schefflera Cephalotes, elles peuvent atteindre 90 μ de long et 15 μ de haut; dans la plupart des espèces elles ont 30 μ de long sur 15 μ de haut). On peut y observer, comme dans l'assise moyenne du *Schefflera Emiliana*, ou dans l'assise profonde du

Schefflera abyssinica, des mâcles en oursins d'oxalate de calcium.

Le tissu palissadique n'offre aucune particularité remarquable ; il est toujours formé de deux ou trois assises de cellules ; sa délimitation d'avec le tissu lacuneux n'est en général pas bien tranchée ; il est parfois pourvu de mâcles d'oxalate de calcium (*Schefflera actinophylla*, *Schefflera alongensis*, *Schefflera Balansæana*. *Schefflera Cussoniæ*).

Les feuilles ont en général une structure dorsi-ventrale nette ; le tissu lacuneux est souvent typique, présentant de grandes lacunes ; dans quelques espèces (*Scheffler a affinis*, *Schefflera Marcellana*, *Schefflera tunkinensis*), ce tissu est relativement très dense. Il présente fréquemment des mâcles d'oxalate de calcium dans les espèces qui en sont dépourvues dans le parenchyme palissadique ou dans l'exoderme. La nervure principale est généralement légèrement saillante à la face supérieure et très fortement saillante à la face inférieure (*Schefflera rigida*, *Schefflera Mannii*, *Schefflera stellata*, *Schefflera Wallichiana*, *Schefflera affinis*, *Schefflera alongensis*, etc.). Dans les *Schefflera Volkensii* et *abyssinica* au contraire, cette nervure non ou à peine saillante inférieurement, est presque entièrement rejetée sur la face supérieure.

L'épiderme supérieur de la nervure principale présente les mêmes caractères que sur le reste du limbe, sauf que généralement ses cellules sont beaucoup moins tabulaires, le plus souvent presque aussi hautes que larges, ou même, comme dans le *Schefflera Cephalotes* par exemple, beaucoup plus hautes que larges ; les mêmes remarques s'appliquent à l'épiderme inférieur.

Sous l'épiderme supérieur, se trouve toujours une masse de collenchyme ; c'est même cette masse qui constitue, dans la plupart des espèces, la crête ventrale formée par la nervure sur le limbe. Dans les *Schefflera Cussoniæ*, *Schefflera Balansæana*, *Schefflera Emiliana*, cette couche de collenchyme passe latéralement à l'exoderme différencié qui recouvre le tissu palissadique et a exactement la même épaisseur ; les cellules en sont seulement différentes, plus petites, arrondies et à parois plus épaisses.

On retrouve de même à la face inférieure, sous l'épiderme,

une couche de collenchyme présentant les mêmes caractères que celui de la face supérieure. Cette couche de collenchyme existe, quoique très réduite, même dans les espèces dont la nervure ne proémine pas à la face inférieure du limbe. On observe fréquemment dans le collenchyme des mâcles d'oxalate de calcium, et parfois de petits canaux sécréteurs (*Schefflera Mannii*, *Schefflera abyssinica*, *Schefflera cephalotes*, etc.). Dans un petit nombre d'espèces le parenchyme chlorophyllien se continue sous la crête collenchymateuse supérieure (*Schefflera Mannii*, *Schefflera Pes avis*, *Schefflera Wallichiana*, etc.).

Le système libéroligneux est rarement représenté par un petit arc à convexité dorsale (*Schefflera Emiliana*, *Schefflera Pes avis*) ; il se présente le plus souvent comme un anneau irrégulier de faisceaux distincts, circonscrivant souvent plusieurs faisceaux épars. Dans le *Schefflera cephalotes*, les faisceaux libéroligneux ne sont nulle part groupés en anneau et sont irrégulièrement disposés.

Dans la majorité des espèces, le liber est surmonté d'un arc fibreux qui forme souvent à la périphérie de l'anneau libéroligneux un manchon continu plus ou moins épais. Les fibres manquent pourtant dans quelques cas (*Schefflera abyssinica*, *Schefflera octophylla*, *Schefflera Wallichiana*, *Schefflera Emiliana*, *Schefflera Pes avis*).

Les canaux sécréteurs, qui existent parfois dans le collenchyme comme je l'ai déjà dit, se montrent toujours en dehors des faisceaux libéroligneux, au dos des arcs fibreux ou du liber. Leur diamètre est assez variable : de 60 à 90 μ de diamètre dans les *Schefflera Cephalotes*, *Schefflera Marcellana*, il est de 15 μ seulement dans le *Schefflera affinis*.

Si on considère une des nervures du réseau tertiaire, on constate qu'elle est formée par un faisceau libéroligneux de petite taille et ordinairement accompagnée par un canal sécréteur dorsal, parfois aussi par un canal dorsal et un canal ventral.

Généralement ces petites nervures sont recouvertes par le tissu palissadique aussi complètement développé que dans les autres parties du limbe ; parfois le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux sont complètement interrompus, rem-

placés par du tissu de soutien (*Schefflera abyssinica*, *Schefflera Volkensii*).

Je répèterai encore que les *Schefflera* se séparent nettement des *Acanthopanax* par leurs caractères de structure; les faisceaux sont disposés sur plusieurs cercles dans le pétiole, et, de plus, le limbe des folioles est toujours pourvu d'un exoderme différencié, ce qui ne s'observe jamais dans les *Acanthopanax*.

RÉSUMÉ

En résumé, le genre *Schefflera*, qui est très riche en espèces, présente un assez grand nombre de variations morphologiques, en particulier dans la fleur et dans le mode d'inflorescence; mais il existe de si nombreux intermédiaires entre les types extrêmes que les subdivisions qu'on voudrait apporter dans le genre seraient très artificielles. Cette remarque s'applique également à la distinction en *Cephaloschefflera*, à fleurs en capitules, et *Euschefflera* à fleurs en ombelles ou en grappes qu'a proposée M. Harms. Ce caractère peut être commode pour la détermination mais, dans ce cas particulier, n'a pas de valeur. Outre que de nombreuses transitions existent entre les formes à fleurs en ombelles et celles à fleurs en capitule, cette division a le tort de rompre des affinités évidentes. S'il existe des passages entre les ombelles et les capitules, il n'y a pas de raison de prendre ce caractère d'inflorescence et de rejeter celui, en apparence si important, de la présence ou de l'absence de styles. Pourquoi alors ne pas avoir fait une section *Botryoschefflera* pour les formes à fleurs en grappes?

De même, au point de vue anatomique, il y a un certain nombre de variations mais qui ne permettent aucune subdivision du genre correspondant à un groupement quelconque des espèces d'après leur morphologie externe de quelque manière qu'on le conçoive. La vérité est qu'il est préférable de ne pas distinguer de sous-genre dans les *Schefflera*; la subordination des caractères est ici impossible; ce genre, en particulier, est tellement compact et les espèces, suivant le caractère considéré, présentent des affinités tellement différentes qu'on ne peut songer à les ranger en séries linéaires.

A propos du **Schefflera indivisa** H. Bn.

Sous le nom de *Schefflera indivisa*, Baillon a signalé (1) une espèce néocalédonienne récoltée par Balansa (n° 976) et en a donné la description suivante :

Planta pro genere valde anomala ; ramis crassis nodosis. Folia ad summos ramulos pauca conferta, simplicia (vel 1-foliolata) oblongo-subspathulata, basi in petiolum longe attenuata, apice obtusa, grosse repanda. Flores (masculi) parvi creberrimi ; inflorescentiis dite ramosis ; calycisdentibus 5 ; petalis valvatis 5 ; antheris introrsis ; pedicellis haud articulatis, basi 1-bracteolatis.

Malgré les caractères aberrants de cette espèce, Baillon n'hésita pas à la considérer comme un *Schefflera* sans toutefois donner les raisons qui l'ont déterminé à adopter cette manière de voir.

Je n'ai eu aucune peine à me convaincre que la plante appartenait en réalité à une tout autre famille. En cas d'hésitation l'examen succinct d'une coupe de pétiole aurait suffi du reste à me prouver que je ne me trouvais pas en présence d'une Araliacée : Le pétiole est, notamment, dépourvu de canaux sécréteurs et ne prend à la tige que trois méristèles.

A quelle famille doit donc être rattaché le *Schefflera indivisa* ?

Baillon lui-même nous donnera la réponse car, en 1891 (2), il a décrit la même espèce portant le même n° 976 de Balansa sous le nom de *Phelline floribunda* de la famille des Aquifoliacées (2). Cet auteur ne s'est du reste pas aperçu qu'il avait décrit antérieurement l'espèce et en a donné alors la diagnose suivante :

Arbuscula tortuosa, 3-4 metralis ; ramulorum cicatricibus latis remotis. Folia apice conferta, longiuscule (2-3 cent.), petiolata, limbo oblongo-subspathulato obtuso v. rotundato, basi longe attenuato ; pagina inferiore pallide fucescente ; nervis primariis paucis remotis. Flores masculi in racemos subterminales plurimos valde ramosos dispositi, creberrimi ; corolla mox reflexa ; staminibus petalo subæqualibus.

(1) H. Baillon, Recherches nouvelles sur les Araliées (*Adansonia*, XII, p. 140).
(2) *Bullet. mens. Soc. Linnéenne de Paris*, 20 mai 1891, p. 938.

J'ai examiné dans l'herbier du Muséum l'échantillon qui correspond à cette description de Baillon et me suis assuré que c'était bien un double de celui décrit antérieurement; outre le nom écrit de la main de Baillon, cet échantillon porte en outre l'indication : *Phelline floribunda* test. Loesener.

Je rectifie donc cette erreur; le nom de *Schefflera indivisa* ne s'applique à aucune espèce d'Araliacées.

IV

DIZYGOTHECA

On sait que ce curieux genre a tous les caractères des *Schefflera* mais présente un verticille d'étamines dont les anthères s'ouvrent par quatre fentes et ont huit sacs polliniques groupés par paires. Ce fut Baillon qui en décrivit le premier type sous le nom de *Plerandra Vieillardi*. Il rattachait cette espèce au genre *Plerandra* car il considérait chaque étamine comme formée par deux étamines intimement soudées. C'était le type d'une section nouvelle *Pentadiplandra*. Ce fut en 1892 que N. E. Brown établit le genre *Dizygotheca* pour une espèce cultivée à Kew sous le nom d'*Aralia Nilssoni*. Le nom de *Dizygotheca* doit être adopté, Baillon ayant donné, d'autre part, en 1886, le nom de *Pentadiplandra* à une Tiliacée.

Sous le nom de *Neodizygotheca*, j'ai distingué dans le genre une section établie pour une espèce nouvelle présentant trois verticilles d'étamines, et rattachant ainsi les *Dizygotheca* aux Plérandrées. M. Harms, qui avait étudié un échantillon de cette espèce rapporté par Schlechter et l'avait désignée sous le nom de *Plerandra Sciadophyllum*, constate ces affinités et se demande si la présence d'anthères à huit sacs polliniques justifie l'incorporation du *Neodizygotheca* dans le genre *Dizygotheca*.

Plus tard j'ai pensé qu'il était préférable de considérer le *Neodizygotheca* comme un genre nouveau *Octotheca* séparé des Plérandrées par ses étamines à huit sacs polliniques et du genre *Dizygotheca* par son androcée formé de trois verticilles.

J'ai eu la surprise, en examinant les *Schefflera* néocalédoniens décrits succinctement par Baillon, de constater qu'un certain nombre d'entre eux montraient des anthères pourvues de huit sacs polliniques s'ouvrant par quatre fentes de déhiscence et devaient par conséquent être rattachés au genre *Dizygotheca*.

Ce genre exclusivement néocalédonien et qui semble être un rameau détaché du genre *Schefflera*, comprend actuellement les espèces suivantes :

Dizygotheca Vieillardi (*Pentadiplandra Vieillardi* H. Bn, *Adansonia*, XII, p. 136; *Dizygotheca Nilssoni* N.-E. Brown, *Bull. of miscell. Inform. Kew*, 1892, p. 197).

Les feuilles ont un pétiole long de 54 à 60 centimètres et 9 à 11 folioles longuement pétiolulées (6-9 centimètres) à limbe allongé-oblong, aigu à la base, émarginé au sommet (27-40 centimètres de long et 6-11 centimètres de large).

Dizygotheca leptophylla W.-B. Hemsley, *Bull. of misc. Inform. Kew*, 1893, p. 156.

Cette espèce est voisine de la précédente, les feuilles n'ont pourtant que de 5 à 7 folioles; le pétiole a environ $0^{m},50$ de long, le pétiolule a en moyenne 6 centimètres de long; le limbe oblong obtus, arrondi à la base, est environ trois fois plus long que large (27 centimètres de long et 9 centimètres de large). Cette plante a sur les rameaux latéraux stériles jeunes, des feuilles d'aspect très différent, avec 5-7 folioles à limbe presque linéaire.

Dizygotheca Reginæ. Hemsley, *Bull. of miscell. Inform. kew*, 1895, p. 181.

Ce *Dizygotheca* diffère notablement des deux précédents : les feuilles ont en effet un pétiole de 35 centimètres environ portant de 10 à 15 folioles a pétiolule court (12-36 millimètres) à limbe très allongé, lancéolé ou presque linéaire (18 à 36 centimètres de long et $2^{cm}5$, à 3 centimètres de large). De plus, l'ovaire n'a que 5 carpelles.

A ces quatre espèces actuellement connues j'ajouterai les suivantes :

Dizygotheca tenuifolia (*Aralia tenuifolia* Panch. *Adansonia*, X, p. 372, 1873).

Je n'ai pas eu sous les yeux la plante décrite par Pancher et que M. Harms rapporte, sous réserve, au genre *Schefflera*. La simple lecture de la description suffit à affirmer que l'espèce doit être rangée dans le genre *Dizygotheca*. En effet, d'après Pancher, la fleur a l'organisation suivante : « calice obconique à tube adhérent à l'ovaire, à limbe très court, dressé avec cinq

petites dents punctiformes. Corolle à cinq pétales insérés sur la marge d'un disque concave, triangulaires, étalés ; nervure médiane intérieurement saillante, surtout au sommet. *Cinq filets subulés*, insérés sur la marge du disque, alternes avec les pétales, *portant chacun deux anthères biloculaires* opposées insérées vers le sommet ; ou *dix anthères biloculaires ovales*, *introrses sur cinq filets*, à déhiscence longitudinale. Ovaire infère, à cinq loges uniovulées ; ovule pendant. Cinq styles courts, arqués-étalés ; stigmates simples. Drupe ovée (5 millimètres sur 3), sillonnée, noire, couronnée par le limbe du calice et les styles ; cinq noyaux parcheminés. »

Pancher, on le voit, considérait, comme Baillon l'a fait plus tard pour son *Pentadiplandra Vieillardi*, les étamines comme portant des anthères soudées par paires.

Les fleurs sont groupées en ombelles composées terminales, hémisphériques avec involucre et involucelles réduits à des bourrelets irréguliers.

La plante a un tronc droit de 4 à 5 mètres, large de 30 à 40 centimètres ; les feuilles à pétiole grêle de 10 centimètres de long, ont sept à dix folioles petites, de 15 à 25 millimètres de long, et de 6 à 10 millimètres de large, obtuses au sommet. Comme dans le *Dizygotheca leptophylla*, il existe une grande différence entre les feuilles des individus jeunes et celles des adultes ; les feuilles des individus jeunes sont composées « de cinq à sept folioles linéaires, d'un vert très clair, maculées de rose, d'une légèreté et d'une élégance peut-être unique dans le règne végétal. »

Ces plantes, récoltées en Nouvelle-Calédonie par M. Weight, ont été introduites en Europe, et c'est un exemplaire vivant qui a été décrit par Pancher. Elles constituent des petits arbres communs dans les massifs argilo-schisteux du littoral ; leur bois blanc est mou, fréquemment attaqué par les insectes. Les fleurs blanchâtres exhalent une forte odeur de miel.

Dizygotheca apioidea (*Schefflera apioidea* H. Bn, *loc. cit.*, p. 145 ; Harms, *Nat. Planz.*, III, 8, p. 39).

C'est un arbre de 10 mètres de haut, aisément reconnaissable par ses feuilles à cinq folioles membraneuses, vert-clair, obovales

ou oblongues-obovales, doucement atténuées à la base, émarginées ou obtuses au sommet. La longueur du pétiole varie de 3 à 8 centimètres, et celle du pétiolule de 3 à 5 millimètres ; les folioles les plus grandes ont un limbe de 6 centimètres de long et de 3 centimètres de large dans le tiers supérieur. L'inflorescence est abondamment ramifiée ; l'axe principal se termine par une ombelle composée dont les rayons principaux ont environ 3 centimètres de long ; ces rayons principaux portent au sommet des rayons secondaires de 1 centimètre à 1^{cm},5 environ mais peuvent présenter aussi des rameaux isolés ou en verticilles terminés chacun par une ombelle. L'axe principal lui-même porte, outre l'ombelle terminale, des rameaux le plus souvent verticillés, qui se terminent eux-mêmes par une ombelle composée et ont aussi des ombelles latérales. Les fleurs, à pédoncule de 8 à 10 millimètres de long, ont un calice à bord entier ou ondulé, 5 pétales non cohérents en calyptre, épais, présentant une carène médiane interne ; l'ovaire ovale compte 5 carpelles et est surmonté de 5 styles soudés tout à fait vers la base.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (forêts des collines schistofeldspathiques autour du Bourail. Balansa n° 968).

Dizygotheca Toto R. Viguier (*Schefflera Toto* H. Bn, *loc. cit.*, p. 140).

Cette espèce est un arbrisseau de 3 à 4 mètres de haut, pourvu de grandes feuilles à pétiole de 25 à 30 centimètres de long, avec 8 ou 9 folioles. Ces folioles, pétiolulées, ont un limbe obovale-oblong, entier, émarginé, échancré au sommet, jamais aigu (environ 15 centimètres de long et 5 centimètres de large).

L'inflorescence peut être ici très ample : l'axe principal, qui atteint 6 centimètres de long, se termine par un verticille d'axes secondaires et peut porter latéralement un ou deux rameaux. Chacun des rameaux secondaires est une ombelle composée puisqu'il porte à son extrémité une dizaine d'ombelles à pédoncule de 5-6 centimètres de long, mais peut présenter à divers niveaux un verticille d'ombelles. L'inflorescence est donc généralement beaucoup plus ample que dans les espèces précédentes. Les fleurs sont de très grande taille pour des fleurs

d'Araliacées, elles peuvent avoir en effet 8 millimètres de long; le calice forme au-dessus de l'ovaire un rebord membraneux, entier; la corolle comprend 5 pétales charnus, épais, et l'androcée 5 étamines à grosses anthères. L'ovaire est surmonté d'un disque presque plan et de styles dressés, libres presque jusqu'à la base; il comprend de 6 à 10 carpelles. Le fruit est une drupe noirâtre globuleuse à noyaux parcheminés. Les graines ont un albumen non ruminé mais bipartit dorsalement.

Distribution. — *Nouvelle-Calédonie :* Forêts des bords de la Néva à Bourail [Balansa n° 967]; Forêts au N.-E. de Conception, vers 700 mètres d'altitude [Balansa n° 2218].

Dizygotheca Lecardi nov. sp.

Cette espèce est, d'après Lecard, un arbre gigantesque. Les feuilles ont un pétiole qui peut avoir 0m,50 de long ou plus; ce pétiole est cylindrique, présentant de nombreuses lenticelles, légèrement dilaté vers la base, montrant des stipules peu développées soudées en une lame. Les folioles, au nombre de six à huit, ont toutes un long pétiolule cylindrique de 4cm,5 à 5 centimètres de long; le limbe est oblong, à bords entiers, plus ou moins ondulés, à base aiguë, atténuée sur le pétiole, à sommet profondément échancré. Ce limbe est au plus quatre fois plus long que large; sa longueur varie de 9 à 20 centimètres tandis que sa largeur est de 5 ou 6 centimètres.

Je n'ai pas observé d'inflorescence entière, mais seulement de nombreux rameaux détachés; les fleurs sont réunies par 10-15 en ombelles; ces ombelles semblent être elles-mêmes réunies fréquemment en ombelles à l'extrémité d'axes secondaires qui peuvent en outre porter latéralement d'autres ombelles. Ces ombelles terminales ont un pédoncule de 6 centimètres de long; le pédicelle floral a 6-7 millimètres de long, il est glabre ainsi que toute l'inflorescence. La fleur, non articulée, est oblongue, de 5 millimètres de haut environ et de 2mm,5 de diamètre. Le calice forme un repli membraneux, de 1 millimètre de haut environ, bien développé au-dessus de l'ovaire et présentant 7 petites dents. La corolle comprend 7 pétales non cohérents en calyptre; ces pétales, de 1mm,5 de large et 3 milli-

mètres de haut, sont très épais, leur tranche plane, mesurant environ un demi-millimètre de large. A leur extrémité supérieure ces pétales présentent une forte protubérance en crochet qui pend ainsi à l'intérieur de la corolle ; sur leur face interne, il existe une forte crête médiane, de chaque côté de laquelle se trouve une légère dépression, limitée d'autre part par une légère saillie oblique ; dans ces petites cavités se trouvent logées les demi-anthères.

L'androcée compte 7 étamines à 8 sacs polliniques et 4 fentes longitudinales de déhiscence. Le filet est épais et court, les anthères grosses et allongées.

L'ovaire est constitué par 7 carpelles, il est plan à sa partie supérieure où le disque forme un bourrelet périphérique ; les styles libres, dressés, sont au nombre de 7. Le fruit est inconnu.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (arbre gigantesque des plus hauts sommets de la chaîne centrale. *T. Lecard*, sans numéro).

Dizygotheca parvifolia R. Viguier (*Schefflera parvifolia* H. Bn, *loc. cit.*, p. 144 ; *Aralia parvifolia* Panch. et Seb., *Bois Nouv.-Calédonie*, p. 204).

C'est un arbre de 10 à 12 mètres de haut ; les feuilles ont un pétiole de 6 à 10 centimètres de long avec stipules soudées à l'aisselle en une lame orbiculaire ; les folioles, pétiolulées (long. du pétiolule 5-10 millimètres), sont généralement au nombre de 8 ; le limbe, assez coriace, et oblong lancéolé (de 6-7 centimètres de long et $1^{cm},5$ à 2 centimètres de large) atténué sur le pétiolule arrondi ou obtus au sommet, à bords ondulés. Les nervures sont peu saillantes, il y a une vingtaine de paires de nervures secondaires rapprochées et sensiblement parallèles. Les rameaux portant des ombelles sont verticillés sur des axes qui sont eux-mêmes généralement en verticille. Les fleurs ont un calice formant un rebord bien développé au-dessus de l'ovaire, une corolle comprenant cinq pétales peu épais, avec crête médiane interne et avec appendice pendant vers l'intérieur au sommet, un androcée de cinq étamines et un ovaire plus ou moins urcéolé, plan à sa partie supérieure, surmonté de cinq longs styles soudés vers la base, dressés dans le bouton.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie, commun, dans les bois argiloschisteux.

Dizygotheca Fagueti R. Viguier (*Schefflera Fagueti* H. Bn., in *Adansonia*, XII, p. 142).

Le *Dizygotheca Fagueti* est un arbre de 5 à 10 mètres de haut. Les feuilles ont un pétiole très long (30-40 centimètres) et épais, et jusqu'à 10 folioles pétiolulées; les pétiolules des folioles médianes ont jusqu'à 5 centimètres de long et ceux des folioles latérales 2 centimètres de long. Le limbe est oblong, obtus ou arrondi au sommet, à bords sinueux ou même découpés à dents arrondies, papyracé, transparent à l'état sec ; il est environ trois fois plus long que large (de 12 à 18 centimètres de long et 4-5 centimètres de large pour les folioles latérales; 20 centimètres de long, 7 centimètres de large pour les folioles médianes). Les folioles penninerves ont une trentaine de paires de nervures secondaires s'anastomosant vers le bord, et, entre deux nervures secondaires, une nervure intermédiaire présentant des anastomoses avec ces nervures secondaires; l'ensemble du réseau des nervures tertiaires est peu serré. L'inflorescence est ample. Les axes principaux portent à leur extrémité une ombelle de rameaux terminés chacun par une ombelle de fleurs et pouvant porter latéralement une verticille d'ombelles. Ces axes principaux portent eux-mêmes latéralement des verticilles d'ombelles composées.

Les fleurs ont un calice formant au-dessus de l'ovaire un bourrelet peu marqué, une corolle formée de 5 pétales épais, pourvues d'une carène médiane interne mais non cohérents en calyptre, des étamines à filets courts et anthères globuleuses, où s'observent nettement quatre fentes de déhiscence, un ovaire formé de 5-6 carpelles et surmonté d'autant de styles soudés sur la moitié de leur longueur. Le fruit est noir, presque globuleux.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (Plaine de Canala. Bosquets situés entre le *Pont des Français* et *Conception*. Balansa n° 2219).

Dizygotheca Harmsii nov. sp.

Cette espèce est, d'après Pancher, un arbre de 6 mètres de haut. La feuille a un pétiole de 12 centimètres de long, présentant à la base des stipules soudées, courtes. Les folioles, au nombre de 12-13, ont un pétiolule de 2 centimètres de long environ ; le limbe, atténué vers la base, est oblong-obovale, quatre fois plus long que large (12 centimètres de long et 3 centimètres de large), aigu au sommet, jamais émarginé, à nombreuses nervures secondaires parallèles et nervation très serrée. L'inflorescence comprend plusieurs grands rameaux verticillés ; chacun de ces rameaux porte généralement un verticille d'ombelles, et au sommet une ombelle de 7-10 rameaux de 5 centimètres de long qui se terminent chacun par une ombelle de fleurs et qui peuvent en outre porter latéralement quelques ombelles. Les fleurs, au nombre de 5 en moyenne par ombelle, ont un calice formant un petit repli à sépales à peine marqués et une corolle à pétales cohérents en calyptre, peu épais, avec une crête médiane interne peu marquée et un léger crochet au sommet ; les anthères, petites, ont 8 sacs polliniques et 4 fentes longitudinales de déhiscence ; l'ovaire, à 5 carpelles, est surmonté d'autant de styles soudés sur la moitié de leur longueur. Le fruit (non mur) est allongé, surmonté d'un disque plan convexe et de styles rayonnants dans leur partie libre.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (Vallées. Pancher n° 248 ; arbre de 6 mètres ; cime arrondie ; pollen blanc ; disque crénelé vert).

Dizygotheca Bailloni (*Schefflera Pancheri* part., *Adansonia*, XII, p. 143).

Cette espèce est un arbre que Baillon avait rattaché au *Schefflera Pancheri*. Les feuilles ont un long pétiole de 22 centimètres environ présentant de nombreuses lenticelles à la base, 5 folioles à pétiolule de 2 centimètres de long environ, à limbe atténué vers la base, oblong entier, émarginé au sommet, à nombreuses nervures secondaires presque parallèles, se rejoignant vers les bords du limbe, et nervures intermédiaires présentant de nombreuses anastomoses avec les nervures secon-

daires. La longueur du lumbe est en général de 18-20 centimètres, sa largeur de 5-6 centimètres.

L'inflorescence est une ombelle composée. Les ombelles ont un pédoncule de 5 centimètres de long environ et de 5 à 10 fleurs ; ces fleurs ont un calice formant un repli membraneux onduleux, une corolle formée de pétales peu épais, mais pourvus d'une crête médiane interne et d'un appendice prolongé vers l'intérieur de la corolle au sommet ; ces pétales sont légèrement rétrécis à la base (1 millimètre de large) et ont 2^{mm},5 de long environ. Les étamines, au nombre de 5, ont des anthères à 8 sacs polliniques et 4 fentes longitudinales de déhiscence. L'ovaire, à 5 loges, est surmonté d'un disque légèrement convexe et d'autant de styles courts complètement soudés. Le fruit (non mur) est ovoïde, de 4 millimètres de long, porté sur un pédoncule de 12 millimètres de long et surmonté de styles courts et soudés en une petite colonne de 5 millimètres de long.

Distribution. — Nouvelle-Calédonie (arbres, bois de montagne ; Balade, Vieillard n° 629).

Caractères anatomiques.

On ne connaît jusqu'à présent presque rien sur la structure des espèces de ce genre ; j'ai seulement donné quelques indications sur la disposition des faisceaux dans le pétiole des *Dizygotheca leptophylla*, *D. Vieillardi* et *D. Reginæ*.

J'ai étudié antérieurement la structure de l'anthère du *Dizygotheca Vieillardi*, et je dois dire que dans toutes les autres espèces que j'ai examinées depuis, j'ai distingué une assise mécanique très nette.

1° **Tige.** — La tige des *Dizygotheca apioidea* et *parvifolia* va nous montrer des caractères qui ne se rencontrent nulle part ailleurs dans les Araliacées.

Une coupe de tige un peu âgée du *Dizygotheca apioidea* présente un liège, d'origine sous-épidermique, formé de cellules tabulaires presque toutes à parois minces, rarement à parois épaisses.

A la périphérie de l'écorce une couche de cellules scléreuses

irrégulièrement disposées semble s'être formée aux dépens des cellules du collenchyme. L'écorce est formée de cellules à parois assez épaisses ; elle présente des canaux sécréteurs de 30 μ de diamètre environ et de grosses mâcles en oursins d'oxalate de calcium. Le péricycle différencie des arcs fibreux et des canaux sécréteurs. Je n'ai pu voir de canaux sécréteurs dans le liber secondaire mal conservé, j'y ai seulement observé de petits prismes d'oxalate de calcium. Le bois secondaire, dans la tige que j'ai examinée, était trop jeune, quoique bien développé, pour présenter une caractéristique bien marquée ; les vaisseaux y sont groupés, ils ont un contour plus ou moins polygonal et un diamètre de 30 à 40 μ ; les fibres ont des parois épaisses. Les rayons bi ou trisériés ont des cellules lignifiées, ponctuées, de 30 à 40 μ de long sur 10 μ de large. La zone périmédullaire, quoique à peu près complètement lignifiée, différencie de place en place des arcs fibreux.

C'est dans la moelle que nous trouvons un caractère particulièrement intéressant.

Cette moelle est formée de cellules à membrane mince, entièrement cellulosique présentant de petits méats entre elles. Un certain nombre de cellules de la moelle, groupées en îlots irréguliers, sont semblables par leur forme aux précédentes, mais ont des parois complètement lignifiées, communiquant entre elles par de nombreuses perforations. C'est dire que dans la coupe que je décris la moelle est en voie de lignification et que dans une partie plus âgée la moelle est complètement lignifiée.

Mais ce qui caractérise cette moelle est la présence de nombreux petits îlots fibreux qui la parcourent en s'y ramiramifiant. En section transversale ces îlots sont circulaires, d'un diamètre de 100 μ environ. Le centre en est occupé par un amas de cellules extrêmement petites, polyédriques, à parois lignifiées très épaisses et à lumière réduite, presque nulle ; dans ces îlots, les éléments sont plus ou moins grossièrement disposés en cercles concentriques dont les fibres ont une lumière de plus en plus grande à mesure qu'on s'éloigne du centre. Ces îlots se trouvent entourés par des cellules de parenchyme lignifié dont nous avons parlé plus haut.

Le *Dizygotheca parvifolia* a une structure très voisine.

Dans les coupes de tige du *Dizygotheca apioidea* que j'ai décrites, je n'ai vu qu'un ou deux canaux sécréteurs dans la

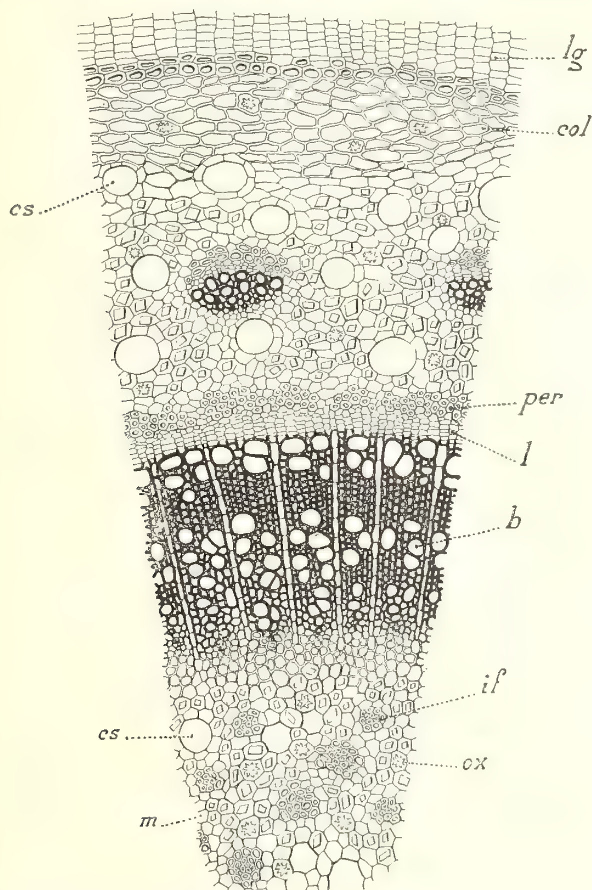


Fig. 12. — *Dizygotheca parvifolia*, portion d'une coupe transversale de tige. — *lg*, liège; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *per*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois; *if*, îlots fibreux; *ox*, mâcles d'oxalate de calcium; *m*, moelle.

moelle ; au contraire, dans des coupes pratiquées au voisinage du sommet dans le *Dizygotheca Toto* et dans le *Dizygotheca Fagueti*, la moelle ne présente pas d'îlots fibreux, mais à leur place des canaux sécréteurs épars : dans un échantillon que M. Maiden m'a aimablement envoyé de Sidney sous le nom de *Dizygotheca Maideniana* Harms, j'ai trouvé également épars dans la tige jeune des îlots fibreux et des canaux sécréteurs. Il

est donc possible que lors du processus de lignification de la moelle, les canaux sécréteurs se transforment en îlots fibreux. Le phénomène rappellerait ce qui se passe dans certaines Conifères, où des éléments sécréteurs à l'état jeune se transforment plus tard en fibres. Il serait intéressant d'étudier le fait sur des plantes vivantes.

2° **Feuille**. — La disposition des faisceaux dans le pétiole des *Dizygotheca* est assez différente de celle que nous avons observée dans les *Schefflera*; d'une manière schématique, on peut dire qu'il existe des cercles concentriques de faisceaux et de canaux sécréteurs, comme je l'ai déjà indiqué dans les *Dizygotheca leptophylla*, *D. Vieillardi* et *D. Reginæ*.

Une structure analogue s'observe dans les pétioles, pourtant très grêles, du *Dizygotheca apioidea* et du *D. parvifolia*.

Une coupe transversale du pétiole du *Dizygotheca apioidea*

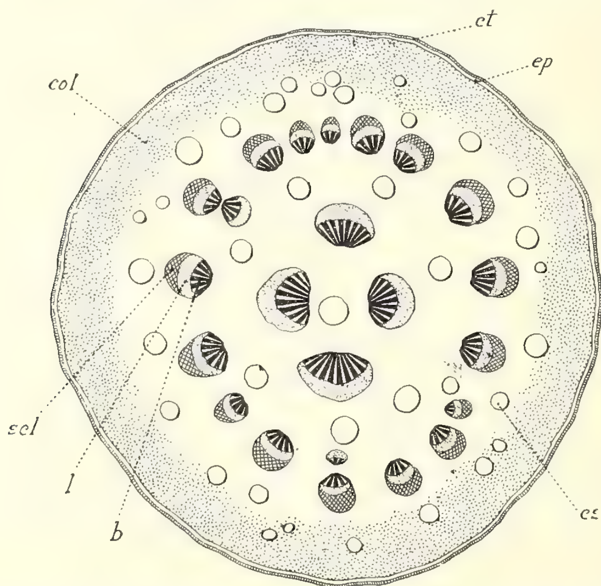


Fig. 13. — Schéma du pétiole d'un *Dizygotheca*. — *ct*, cuticule; *ep*, épiderme; *cs*, canaux sécréteurs; *col*, collenchyme; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, arcs fibreux.

présente de nombreuses cannelures sur le pourtour; l'épiderme est formé de cellules à peu près aussi longues que larges, d'environ 15 μ de côté et à face externe convexe; ces cellules cutinisées sur leurs parois latérales ont une cuticule épaisse

d'environ 10 μ. Sous l'épiderme se trouve une couche de collenchyme d'environ 50 μ d'épaisseur et formée de quatre ou cinq assises de cellules à parois épaisses; immédiatement sous le collenchyme, le parenchyme sous-jacent différencie de grands canaux sécréteurs d'environ 50 μ de diamètre. Puis, en dedans de ces canaux sécréteurs, se trouve un cercle de faisceaux libéroligneux distincts largement séparés les uns des autres; ce cercle de faisceau est entouré extérieurement d'un anneau festonné de fibres. A l'intérieur, et disposés suivant un cercle concentrique au précédent, se trouvent des faisceaux inverses, à vaisseaux du bois tournés vers l'extérieur. La partie centrale du pétiole est occupée par un parenchyme à parois minces dans lequel s'observent un cercle de canaux sécréteurs, un cercle de quelques faisceaux, disposés concentriquement aux précédents, et, tout à fait au centre, quelques canaux sécréteurs.

Une structure semblable s'observe dans le *Dizygotheca parvifolia.*

Les pétioles des espèces à grandes feuilles comme *Dizygotheca Toto* et *Dizygotheca Fagueti* que j'ai examinés étaient dans un mauvais état de conservation mais m'ont montré la même structure fondamentale. Il y a donc tout lieu de supposer que les *Schefflera Balansæana* et *Schefflera Cussoniæ* dont les fleurs sont inconnues mais qui présentent une structure du pétiole identique à celle que je viens de décrire, doivent en réalité appartenir au genre *Dizygotheca.*

Je ne dirai que peu de choses de la structure du limbe qui est assez constante.

L'épaisseur totale du limbe varie de 225-250 μ (*Dizygotheca Bailloni, D. Fagueti, D. parvifolia, D. apioidea*) à 300 μ (*Dizygotheca Toto*). L'épiderme n'est jamais prolongé en poils; il est formé de cellules à peu près aussi longues que larges en section transversale, et revêtues d'une cuticule d'environ 10 μ d'épaisseur sur la face supérieure du limbe. Ces cellules ont de 15 à 20 μ de large en général; elles peuvent atteindre 30 μ dans le *Dizygotheca Bailloni.* Les stomates sont localisés dans l'épiderme inférieur. Il y a toujours sous l'épiderme supérieur, une seule assise exodermique différenciée, formée de cellules rectangulaires, dépourvues de chlorophylle très aplaties (*D. par-*

vifolia) ou aussi hautes que larges (*D. apioidea*). Dans le *Dizygotheca Fagueti* cet exoderme forme, au voisinage de la nervure médiane, deux ou trois assises différenciées. Le parenchyme chlorophyllien est assez homogène ; le tissu lacuneux, dense, est peu différencié. On observe des mâcles en oursins d'oxalate de calcium, en particulier dans le parenchyme palissadique.

La nervure médiane est fortement saillante sur la face inférieure du limbe dans les *Dizygotheca Toto* et *Dizygotheca Fagueti*, alors qu'elle est à peine saillante sur la face supérieure dans la première de ces espèces et que dans la seconde elle est à peine marquée sur la face supérieure, ne formant aucune saillie. Dans la plupart des autres espèces, elle est bien développée sur la face supérieure du limbe, parfois presque autant que sur la face inférieure.

Il y a toujours, sous l'épiderme supérieur, une couche de collenchyme différencié. Dans le *Dizygotheca Fagueti* ce collenchyme continue directement l'exoderme différencié et a la même épaisseur que lui ; il est formé de trois ou quatre assises de cellules dont le contour est irrégulier et les parois épaisses. Ce collenchyme ne forme du reste jamais une couche épaisse. Il existe également du collenchyme sous l'épiderme inférieur de la nervure. Cette nervure présente toujours des faisceaux libéroligneux distincts disposés au moins suivant un cercle et des canaux sécréteurs. Ces derniers sont toujours de grande taille, leur diamètre moyen variant de 50 μ (*D. apioidea*, *D. parvifolia*).

En résumé, le genre *Dizygotheca*, spécial à la Nouvelle-Calédonie, est très homogène. Il est caractérisé au point de vue de la morphologie externe par ses feuilles composées-palmées et par ses fleurs non articulées, à sépales peu développés, à pétales épais, à étamines aussi nombreuses que les pétales et pourvues chacune de huit sacs polliniques ; au point de vue de la morphologie interne, il est caractérisé par la présence d'îlots fibreux épars dans la moelle de la tige âgée, ainsi que par la présence dans le pétiole de plusieurs cercles concentriques de faisceaux et de canaux sécréteurs ; il y a toujours un exoderme différencié dans le limbe.

Les espèces peuvent être groupées de la manière suivante :

- Ovaire ayant moins de dix carpelles.
  - Deux sortes de feuilles; folioles à limbe de moins de 3 centimètres de long. Ovaire à 5 carpelles.................. *D. tenuifolia.*
  - Feuilles toutes semblables; folioles à limbe de plus de 3 centimètres de long.
    - Folioles obovales, membraneuses, à limbe ayant au plus 6 centimètres de long. Cinq styles soudés seulement vers la base............................... *D. apioidea.*
    - Folioles non obovales, membraneuses, à limbe en général de plus de 6 centimètres de long.
      - Ovaire à cinq carpelles. Fleurs petites de moins de 5 millim. de long.
        - Styles complètement soudés. Limbe oblong, entier, de 18-20 cm./5-6 cm................. *D. Bailloni.*
        - Styles soudés sur la moitié de leur longueur.
          - Fruit globuleux. Limbe oblong, trois fois plus long que large : 12-20 cm./4-7 cm. .. *D. Fagueti.*
          - Fruit allongé. Limbe quatre fois plus long que large, ayant au plus 12 cm./3 cm... *D. Harmsii.*
        - Styles libres ou soudés seulement vers la base.
          - Limbe très allongé : 18-36 cm./2-3 cm.... *D. Reginæ.*
          - Limbe oblong : 6-7 cm./1,5-2 cm..... *D. parvifolia.*
      - Ovaire à plus de cinq carpelles. Fleurs grandes, d'au moins 5 millim. de long.
        - Fleurs de 5 millimètres de long, 7-mères ; limbe membraneux, non luisant à la face supérieure........................ *D. Lecardi.*
        - Fleurs de 8 millimètres de long, à cinq pétales, cinq étamines, et six à dix carpelles. Limbe coriace, luisant à la face supérieure........................ *D. Toto.*
- Ovaire à dix carpelles.
  - Deux sortes de feuilles. Folioles de la région florifère à limbe oblong, obtus, trois fois plus long que large.......................... *D. leptophylla.*
  - Feuilles toutes semblables. Folioles à limbe allongé, oblong, émarginé, généralement quatre fois plus long que large............ *D. Vieillardi.*

Me limitant dans ce travail à l'étude des *Aralia*, *Acanthopanax Schefflera* et *Dizygotheca*, je me propose d'examiner ultérieurement d'autres genres dont l'étude détaillée me semble intéressante à entreprendre.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

5434-08. — Corbeil. Imprimerie Crété.

